

Romer · Parsons

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

**Übersetzt und bearbeitet
von Hans Frick**

**5., neubearbeitete und
erweiterte Auflage**

Paul Parey



Alfred S. Romer · Thomas S. Parsons
Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Thomas S. Parsons

Professor of Zoology, University of California, Berkeley

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

For the German edition the authors are indebted to
Dr. Hans Fock

for his assistance in the preparation of the German edition

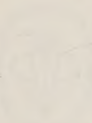
With illustrations by

Dr. H. Fock, Tübingen, Germany

Professor of Zoology, University of Tübingen, Germany

Translated by
Dr. H. Fock, Tübingen, Germany

For the English edition the authors are indebted to



1961

Verlag Paul Parey, Berlin · Frankfurt · Hamburg · Köln



Digitized by the Internet Archive
in 2024

Alfred Sherwood Romer

Normals Alexander Agassiz Professor für Zoologie, Harvard University

Thomas S. Parsons

Department of Zoology, University of Toronto

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Aus dem Amerikanischen übersetzt und bearbeitet von

Dr. Hans Frick

o. Professor der Anatomie an der Universität München

Mit einem Geleitwort von

Dr. Dr. h.c. Dietrich Starck

em. Professor der Anatomie an der Universität Frankfurt a. M.

Vollständiger Nachdruck der

5., neubearbeiteten und erweiterten Auflage

Mit 1310 Einzeldarstellungen, davon 123 farbig, in 435 Abbildungen



1991

Verlag Paul Parey · Hamburg und Berlin

Die amerikanische Originalausgabe erschien unter dem Titel

The Vertebrate Body

im Verlag W. B. Saunders Company, Philadelphia

Der 5. Auflage der deutschen Übersetzung und Bearbeitung
liegen die 5. Auflage der gekürzten Fassung (1978) und die 5. Auflage
der vollständigen Fassung (1977) der Originalausgabe zugrunde.

© 1977 und © 1978 by W. B. Saunders Company

Deutsche Ausgabe

1. Auflage 1959
 2. Auflage 1966
 3. Auflage 1971
 4. Auflage 1976
 5. Auflage 1983
- Nachdruck 1991

Die Deutsche Bibliothek – CIP-Einheitsaufnahme

Romer, Alfred Sherwood:

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere / Alfred

Sherwood Romer ; Thomas S. Parsons. Aus dem Amerikan.

übers. und bearb. von Hans Frick. Mit einem Geleitw. von

Dietrich Starck. – 5., neubearb. und erw. Aufl., Nachdr. –

Hamburg ; Berlin : Parey, 1991

Einheitssacht.: The vertebrate body <dt.>

ISBN 3-490-11218-0

NE: Parsons, Thomas S. [Mitarb.]; Frick, Hans [Bearb.]

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdruckes, des Vortrages, der Entnahme von Abbildungen und Tabellen, der Funksendung, der Mikroverfilmung oder der Vervielfältigung auf anderen Wegen und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen, bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten. Eine Vervielfältigung des Werkes oder von Teilen dieses Werkes ist auch im Einzelfall nur in den Grenzen der gesetzlichen Bestimmungen des Urheberrechtsgesetzes der Bundesrepublik Deutschland vom 9. September 1965 in der Fassung vom 24. Juni 1985 zulässig. Sie ist grundsätzlich vergütungspflichtig. Zuwiderhandlungen unterliegen den Strafbestimmungen des Urheberrechtsgesetzes. Für die deutsche Ausgabe © 1983 und © 1991 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin, Anschriften: Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1; Seelbuschring 9-17, D-1000 Berlin 42, Bundesrepublik Deutschland. Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein. Einbandgestaltung: Evelyn Fischer, Hamburg.

ISBN 3-490-11218-0

Geleitwort

Die Entwicklung der Wissenschaften ist ein Teilprozeß in der Entwicklung der Menschheitskultur. Vorgänge, die im Kulturleben in Erscheinung treten, sind auch im Bereich der Forschung spürbar. Die ungeheure Revolution in Naturwissenschaft und Technik, die im 20. Jahrhundert zum Durchbruch kam, hat auch die Erforschung des Lebens in neue Richtungen gewiesen. Neue Methoden gaben dem Forscher die Möglichkeit, sich Neuland zu erobern und neue Wissenschaftszweige zu begründen. Dieser Prozeß führt zwangsläufig – man mag es bedauern – zu einer immer engeren Spezialisierung des einzelnen. Der Sinn unseres Hochschulunterrichtes ist es, dem künftigen Spezialisten die solide Basis und den Überblick über das Ganze zu vermitteln und ihm damit einen Maßstab zu geben, der ihn vor Überschätzung und Überheblichkeit bewahrt.

Für die Biologie werden stets vergleichende Anatomie und Systematik das Fundament bleiben, auf dem die Spezialdisziplinen aufbauen; denn nur sie ermöglichen es, Ordnung in die Mannigfaltigkeit der Formen zu bringen. Die moderne Evolutionsforschung, seit DARWIN im Mittelpunkt biologischer Forschung, hat durch synthetische Verarbeitung der Ergebnisse vieler Spezialfächer in besonderem Ausmaß gezeigt, daß neben der Analyse auch die zusammenfassende Theorienbildung und die Nutzbarmachung der Spezialergebnisse zum Fortschritt des Ganzen beizutragen vermögen. Gerade die Evolutionslehre hat aus Taxonomie und Morphologie vielfachen Nutzen gezogen.

Neue Probleme und Fragestellungen machen die klassischen Disziplinen nicht überflüssig, zwingen diese aber, ihr Wissensgut zu revidieren und ihren Lehrstoff an die neuen Bedürfnisse anzupassen. So ist es zu begrüßen, wenn neben die umfangreichen Lehrbücher der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere auch knapp gefaßte Darstellungen treten, die es den Studierenden der Biologie und der Medizin ermöglichen, sich über die Grundtatsachen zu informieren, ohne sich mit allzuviel Spezialwissen zu belasten. Die Kunst, ein derartiges Buch in gedrängter, aber gut verständlicher Form zu schreiben, ohne unwissenschaftliche Konzessionen zu machen, wird nur dem gegeben sein, der das Gebiet beherrscht und selbst wesentlich zur Mehrung des Wissensgutes auf diesem Gebiet beigetragen hat. Ich glaube, daß diese Forderungen von keinem Autor so gut erfüllt wurden, wie von ALFRED S. ROMER* in seinem Buch „The Vertebrate Body“.

Neben den erstaunlichen und sensationell wirkenden Entdeckungen der Genetik, der Entwicklungsphysiologie, der Biochemie und der Ultrastrukturforschung sind

* ALFRED SHERWOOD ROMER (1894–1973) war Professor der Paläontologie an der University of Chicago und Direktor des Museum of Comparative Zoology an der Harvard University Cambridge Mass. Er verfaßte zahlreiche Publikationen über fossile Fische und niedere Tetrapoden und lieferte bedeutende Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gliedmaßen. Bekannt wurde er vor allem als Autor eines knapp gefaßten Lehrbuches der Wirbeltierpaläontologie von hohem wissenschaftlichem Wert und als Verfasser einer umfangreichen Monographie „Osteology of Reptiles“.

auch auf vielen Gebieten der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere in den letzten Jahrzehnten Fortschritte erzielt worden, die wesentlich sind. Ich denke etwa an die Entwicklung der vergleichenden Neurologie, an die Erforschung der fossilen Agnathen, der Crossopterygier und der Ichthyostegalia, an die Mehrung unserer Kenntnisse über die primitiven Landwirbeltiere und über die säugerähnlichen Reptilien. Die Forschung an rezenten Formen hat uns nicht nur mit besonders interessanten Formen (*Latimeria*) bekannt gemacht, sondern hat vor allem durch die Einbeziehung neuer Gesichtspunkte die Grenzen des Gebietes erweitert. Funktionelle und biologische Fragestellungen haben die klassische Morphologie bereichert. Der Fortschritt ist besonders auf dem Gebiet der Stütz- und Bewegungsorgane beachtlich. Nicht übersehen werden soll die Tatsache, daß eine mehr dynamische Betrachtungsweise in der vergleichenden Anatomie auch den Weg für quantitative Methoden freigegeben hat und daß Probleme wie die des relativen Wachstums und der Größenrelationen in zunehmendem Maße an Interesse gewinnen. Die kurz gestreifte Entwicklung hat aber auch klargemacht, daß vergleichende Anatomie mehr ist als Morphologie der rezenten Formen. Die aus historischen Gründen vielfach erwachsenen Fachgrenzen zwischen Paläontologie und vergleichender Anatomie sind sinnlos und wirken sich nur zum Nachteil des Ganzen aus. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere kann heute nicht mehr sinnvoll betrieben werden, wenn man nicht die Fossilformen einbezieht.

Im deutschen Schrifttum fehlte vor dem Erscheinen der 1. Auflage der deutschen Ausgabe von „The Vertebrate Body“ im Jahre 1959, von einführenden Darstellungen abgesehen, seit 50 Jahren ein kompaktes Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Autor, Übersetzer und Verleger haben wir dafür zu danken, daß sie mit der Herausgabe dieses Buches von ROMER in einer deutschen Bearbeitung auch unseren Studenten der Biologie, der Medizin und der verwandten Studienrichtungen ein so nützliches und brauchbares Einführungswerk in die Hand gaben. Es hat – wie die 5 Auflagen in wenig mehr als 20 Jahren beweisen – der Morphologie neue Freunde gewonnen und sicherlich dazu beigetragen, daß das Verständnis für die wundervolle Mannigfaltigkeit der organismischen Formen und für Ordnung und Gesetz in der Natur gefördert wurde und wird.

Frankfurt a. M., im Januar 1983

DIETRICH STARCK

Vorwort des Bearbeiters zur 5. Auflage der deutschen Ausgabe

Das stetige Interesse, das die Morphologie der Vertebraten im deutschen Sprachraum findet, machte eine Neuauflage der „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ möglich und nötig. Die Grundlage für die Neubearbeitung lieferte die 5. Auflage sowohl der Kurz- als auch der Langfassung von „The Vertebrate Body“, die nach dem Tode von Professor ROMER von Th. S. PARSONS herausgegeben wurden.

In beiden Versionen sind – neben zahlreichen kleinen Änderungen – vor allem die Kapitel 3 und 4 wesentlich umgearbeitet. In „Wer ist Wer unter den Vertebraten“ wurden unter Einbeziehung neuerer paläontologischer Befunde die Ostracodermata, die Placodermi und die säugerähnlichen Reptilien ausführlicher dargestellt und die Placodermi mit den Chondrichthyes in der Klasse Elasmobranchiomorphi zusammengefaßt. Die (in der deutschen Fassung nicht ganz so ausgeprägte) Kürzung des 4. Kapitels betrifft vor allem die chemischen Bausteine der Zelle, die heute ausführlich in den Lehrbüchern der Biologie beschrieben werden. Die Zahl der Abbildungen erhöhte sich auf 435. Leider standen von den 20 neuen und der Reihe ausgetauschter Abbildungen die Originalzeichnungen nicht zur Verfügung. Durch das Geschick unserer wissenschaftlichen Zeichner, der Herren NÜSSEL und RUSS (beide München), denen ich dafür herzlich danke, konnten diese Bilder jedoch zumindest in gleicher Qualität reproduziert werden wie in den amerikanischen Ausgaben. Das Literaturverzeichnis wurde um knapp 200 Zitate erweitert, wobei auch neuere deutschsprachige Veröffentlichungen einbezogen wurden, die in den vorwiegend für amerikanische Studenten bestimmten Originalfassungen verständlicherweise weniger berücksichtigt sind. Der deutsche Text wurde kritisch durchgesehen und – wo notwendig – präziser gefaßt. Auch in dieser Auflage konnte der Bearbeiter der deutschen Ausgabe ihm notwendig erscheinende oder wünschenswerte Textänderungen oder -ergänzungen vornehmen, was u. a. dem Einleitungskapitel zugute kam.

Mein Dank gilt den Fachkollegen, die mich durch Hinweise bei der Vorbereitung der 5. Auflage unterstützten, und insbesondere den Mitarbeitern des Verlags Paul Parey, Hamburg, für die große Mühe und Sorgfalt, mit der sie die Neuauflage gestalteten, und für ihre verständnisvolle Bereitschaft, auf Anregungen und Wünsche des Bearbeiters einzugehen.

München, im Januar 1983

HANS FRICK

Aus der Apologia des Verfassers

Ich habe versucht, eine Einführung in die Morphologie der Wirbeltiere zu geben, die Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen aufzuzeigen, die der wandlungsfähige und bildsame Wirbeltierkörper während des langen Ablaufs seiner Evolution angenommen hat, und die „Geschichte“ der Funktion zu beschreiben, die an diese „Geschichte“ des morphologischen Substrates gekoppelt ist. Über einen Großteil des Stoffgebietes, das hier umrissen wurde, gibt es eine Reihe vortrefflicher Veröffentlichungen. Dennoch habe ich dieses Buch geschrieben, weil keine der bisherigen Darstellungen – selbst wenn sie noch so viele Vorzüge aufwies – mich in jeder Hinsicht in bezug auf die Art und Weise völlig zufriedenstellte, in der ein solcher Stoff abgehandelt werden sollte. Wünschenswert ist:

1. *eine ausreichende, zweckentsprechende Illustration des Textes.* Selbst wenn ein Student sich in den Praktika und im Laboratorium ein beachtliches Einzelwissen aneignen kann, so vermag er doch nicht alle Formen kennenzulernen und alle Organstrukturen zu untersuchen, die für ihn von Interesse sind. Es kann ihm passieren, daß er den Wald vor den wenigen Bäumen nicht sieht, die für ihn sichtbar wurden.

2. *eine wirklich vergleichende Betrachtung.* Eine Überbetonung der menschlichen Anatomie ist nicht wünschenswert, selbst nicht für den angehenden Medizinstudenten. Die Beschäftigung mit der vergleichenden Anatomie sollte für ihn im wesentlichen eine „Bildungsgrundlage“ schaffen, von der aus er zu einem besseren Verständnis für die Besonderheiten des Menschen und die scheinbar vernunftwidrige Konstruktion des menschlichen Körpers gelangt.

3. *eine angemessene Berücksichtigung der Paläontologie.* Die bekannten Tatsachen der Wirbeltiergeschichte sollten nicht nur dazu benutzt werden, um eine adäquate Darstellung des Skelettsystems und anderer Organsysteme zu geben, über deren Evolution die Paläontologie unterrichtet, sondern auch um eine moderne Auffassung der Phylogenese zu vermitteln.

4. *eine entwicklungsgeschichtliche Betrachtungsweise des Stoffes.* Die Entwicklungsgeschichte spielt bei der Feststellung von Homologien, einem Leitmotiv der vergleichenden Anatomie, mit einer entscheidenden Rolle. Ferner sollte bei der Betrachtung irgendeines Wirbeltierkörpers stets die zeitliche Komponente berücksichtigt werden; denn das *adulte* Stadium ist lediglich eine Phase eines langen Entwicklungsablaufs.

5. *Eine Einbeziehung der mikroskopischen Anatomie.* Wer mit dem Skalpell arbeitet, neigt dazu, die Bausteine zu vernachlässigen, aus denen die makroskopischen Bauteile zusammengesetzt sind. Ein Organ wie der Magen ist nur ein schlaffes, wenig attraktives und uninteressantes Objekt, solange wir nicht die verschiedenartigen Epithelien und kleinen Drüsen betrachten, die seine Existenz zu einem großen Teil mitbegründen.

6. *eine Betrachtung der Funktion.* Die zumeist vollständige Trennung von Form

und Funktion, die heute im Unterricht vorherrscht, ist ebenso unnatürlich wie unglücklich. Es ist zweifelhaft, ob es so etwas wie eine afunktionelle Struktur überhaupt gibt, obgleich die Erwähnung der Funktion in morphologischen Darstellungen oft tabu ist. Genausowenig laufen die Funktionen *im Vakuum* ab oder ohne für die Strukturen förderlich zu sein, die den Organismus aufbauen – trotz der gegenteiligen Meinung, die einige physiologische Abhandlungen andeuten. Selbst wenn das Interesse auf die vergleichende Anatomie im engeren Sinne begrenzt wird, so erweckt das Studium der Homologien unmittelbar die Frage nach dem Funktionswandel, der mit den oft bemerkenswerten morphologischen Umgestaltungen verknüpft ist, die homologe Organe erfahren können.

ALFRED SHERWOOD ROMER

Aus dem Vorwort des Herausgebers der amerikanischen Ausgabe zur 5. Auflage der „Shorter Version“

Diese Ausgabe der „Shorter Version“ ist aus der 5. Auflage der Langfassung von „The Vertebrate Body“ hervorgegangen. Aus ihr wurden alle Abbildungen, das 1.–3. Kapitel und die Anhänge übernommen. Im Hauptteil des Buches ist dagegen der Text – vor allem durch Verzicht auf Detailangaben und auf Darstellung von Sonderfällen – auf nahezu die Hälfte gekürzt. Dadurch eignet sich die „Shorter Version“ – im Vergleich zur Langfassung – besser als Begleittext für ein einsemestriges Wirbeltierpraktikum, bietet jedoch als Nachschlagewerk nicht den gleichen Informationsgehalt.

Im Vorwort (Apologia) von „The Vertebrate Body“ hatte Professor ROMER sechs Kriterien genannt, die er bei der Darstellung eines solchen Stoffes berücksichtigt sehen wollte. Diese Leitlinien gelten in gleicher Weise auch für die Kurzfassung. Durch die Straffung des Textes wird jedoch zwangsläufig der Rahmen enger, innerhalb dessen diese Forderungen verwirklicht werden können. Vermutlich ist dies für die ersten drei Kriterien besser gelungen als für die letzten drei, doch mögen andere dies bezweifeln.

Die 5. Auflage unterscheidet sich von der vorherigen im wesentlichen durch zahlreiche kleine Änderungen. Die einzige größere Umgestaltung besteht in einer erheblichen Ausweitung des 3. Kapitels „Wer ist wer unter den Vertebraten“ bei entsprechender Kürzung des 4. Kapitels „Zellen und Gewebe“, in dem Angaben zur Biochemie und Physiologie großenteils gestrichen wurden. Maßgebend dafür war der in neuerer Zeit eingetretene Wandel im Aufbau der Lehrbücher der Zoologie und Biologie. Als „The Vertebrate Body“ zum ersten Male geschrieben wurde, vermittelte die Einführungsliteratur dem Zoologiestudenten eine breite Übersicht über das Tierreich; Zytologie, Genetik und Physiologie waren dagegen auf ein oder zwei Kapitel am Ende des jeweiligen Buches zusammengedrängt. Neuere Lehrbücher

stellen jedoch Wissensinhalte aus Genetik, Physiologie und Biochemie in den Vordergrund der Betrachtung, während sie über die verschiedenen Tiergruppen nur begrenzte Informationen liefern. Die Veränderungen in diesem Buch spiegeln somit nur den gewandelten Kenntnisstand der Studenten wider, die sich dem Studium der vergleichenden Anatomie zuwenden.

Mit dieser Auflage stellt sich gleichzeitig ein neuer Herausgeber vor, ohne daß sich damit Betrachtungsweise und Zielsetzung ändern sollen. Ich hoffe, daß die Kontinuität deutlicher hervortritt als der Wechsel. Professor ROMER ist etwa zwei Jahre vor seinem Tode erstmals mit dem Wunsch an mich herangetreten, die Neubearbeitung des Buches zu übernehmen. Obwohl die Neufassung viel zu spät niedergeschrieben wurde, um sich noch seiner Hilfe zu bedienen, so konnten doch die wesentlichen Änderungen in den Kapiteln 3 und 4 mit ihm besprochen werden.

Da es sich bei diesem Buch gewissermaßen um einen Extrakt der Langfassung handelt, haben mich alle, denen ich dort für ihre Hilfe zu danken hatte – ob sie es wollten oder nicht –, auch bei der „Shorter Version“ unterstützt. Ihnen allen gilt mein erneuter Dank. Für ihre Mithilfe speziell bei der „Shorter Version“, aber auch bei der Langfassung, bin ich zu besonderem Dank verpflichtet LUDY DJATSCHENKO und MOIRA N. LOUCKS aus meinem Laboratorium in Toronto und DEBBIE PATTERSON bei Saunders. Ohne sie und viele andere sowohl hier als auch bei Saunders wäre die Überarbeitung viel schwieriger gewesen und hätte weniger Freude bereitet.

THOMAS S. PARSONS

Inhalt

1 Einleitung	1
Der Wirbeltierbauplan	1
Bilaterale Symmetrie 1 – Regionale Differenzierung 2 – Kiemen 3 – Chorda dorsalis 3 – Nervensystem 4 – Verdauungssystem 4 – Nieren 5 – Fortpflanzungsorgane 5 – Kreislaufsystem 5 – Coelom 6 – Muskulatur 6 – Skelet 6 – Extremitäten 7 – Segmentierung 7 – Der Körper im Querschnitt 7	
Richtungen und Ebenen	9
Der Homologiebegriff	11
Adaptation und Evolution	12
Allometrien · Oberflächen-Volumenbeziehungen	17
Nomenklatur	18
Taxonomie und Klassifikation	20
 2 Der Wirbeltierstammbaum	 23
Amphioxus 23 – Tunicaten 27 – Eichelwürmer 30 – Phylogenie der Evertebraten 32 – Anneliden als Vorfahren 34 – Arachnoidea als Vorfahren 36 – Verwandtschaft mit den Echinodermen 37 – Phylogenie der Chordaten 38 – Visceral und somatisch 40	
 3 „Wer ist Wer“ unter den Vertebraten	 42
Geologische Übersicht	42
Klassifikation der Wirbeltiere	44
Kieferlose Wirbeltiere	46
Elasmobranchiomorphi	52
Placodermi 52 – Chondrichthyes 55	
Knochenfische	58
Sarcopterygii 61 – Actinopterygii 64	
Amphibien	71
Reptilien	75
Vögel	85
Säugetiere	89
Säugerähnliche Reptilien 89 – Monotremata 92 – Primitive Theria und Marsupialia 92 – Placentale Säugetiere 95 – Primates 97 – Carnivora 99 – Ungulata 101 – Subungulata 105 – Cetacea 106 – Edentata 106 – Rodentia 107 – Lagomorpha 107	

4 Zellen und Gewebe	109
Chemische Bausteine 109 – Feinbau und Funktion der Zelle 109 – Zellmilieu · Interzellularflüssigkeit 111 – Epithelgewebe 113 – Sekretion · Drüsen 115 – Binde- und Stützgewebe 117 – Muskelgewebe 118 – Nervengewebe 119	
5 Frühentwicklung der Wirbeltiere	120
Eitypen	120
Furchung und Bildung der Blastula bzw. Blastocyste	121
Mikrolecithale Eier, <i>Branchiostoma</i> (= Amphioxus) 121 – Mesolecithale Eier, Anuren und Urodelen 123 – Makrolecithale Eier, Selachier · Teleosteer · Reptilien · Vögel 124 – Mammalia 124	
Gastrulation und Keimblattbildung	125
<i>Branchiostoma</i> 126 – Amphibien 129 – Elasmobranchier 130 – Reptilien und Vögel 131 – Mammalia 134	
Entwicklung des Neuralrohres und der Mesodermderivate	135
Neuralrohr 135 – Differenzierung des Mesoderms 136	
Körperform und Embryonalhüllen	140
<i>Branchiostoma</i> und Amphibien 140 – Elasmobranchier 141 – Reptilien und Vögel 142 – Mammalia 143 – Larvalentwicklung 144 – Regeneration 145	
Mechanik der Entwicklungsvorgänge	145
Ontogenese und Phylogenese	146
Die Keimblätter	147
6 Die Haut	149
Aufgaben der Haut 149 – Epidermis 149 – Differenzierungen des Stratum corneum 151 – Federn 154 – Haare 156 – Hautdrüsen 158 – Dermis 160 – Temperaturregulation 161 – Chromatophoren 161	
7 Stützgewebe – Skelet	163
Bindegewebe	163
Skeletgewebe	165
Knorpelgewebe 165 – Knochengewebe und Knochenbau 166 – Knochenentwicklung 168 – Gelenke 171 – Einteilung der Skeletelemente 172	
Hautknochen (Dermalskelet)	173
Fische 173 – Tetrapoden 175 – Panzer der Schildkröte 175	
Skelet des Stammes	176
Chorda dorsalis 176 – Wirbel der Amniota 177 – Wirbel der Anamnia 179 – Regionale Verschiedenheiten der Wirbel 183 – Atlas-Axis-Komplex 186 – Rippen 187 – Sternum 189 – Neurocranium 189 – Mediane Flossen 192 – Heterotopische Skeletelemente 195	
Skelet der Körperanhänge · Extremitätenskelet	196
Ursprung der paarigen Flossen 196 – Schultergürtel – Dermale Elemente 197 – Endoskeletanteil des Schultergürtels 199 – Beckengürtel 201 – Paarige Flossen der Fische 205 – Tetrapodengliedmaße 207 – Funktion und Stellung der Extremitäten 209 – Stylo- und Zeugopodium 211 – Autopodium (Hand und Fuß) 213	
Visceralskelet	219
Kiemenskelet 219 – Entwicklung der Kiefer 222 – Befestigung der Kiefer 222 – Kiemengogenderivate der Tetrapoden 223	

8 Der Schädel	225
Komponenten des Schädels 225 – Der Schädel der primitiven Amphibien 228 – Der Schädel der Knochenfische 230 – Der Schädel der Säugetiere 234 – Die Schädel der niederen Tetrapoden 246 – Unterkiefer 252	
9 Muskelsystem	256
Histologie des Muskelgewebes 256 – Einteilung der Muskulatur 258 – Terminologie der Muskulatur 260 – Muskelhomologien 261 – Muskelfunktion 262	
Axiale Muskulatur	263
Rumpfmuskulatur der Fische 263 – Epaxonische Rumpfmuskulatur 265 – Hypaxonische Rumpfmuskeln 265 – Muskulatur des Schultergürtels und hypobranchiale Muskeln 268 – Caudale Muskeln 269 – Augenmuskeln 270	
Extremitätenmuskeln	270
Extremitätenmuskulatur der Tetrapoden 271 – Muskulatur der vorderen Extremität 272 – Muskulatur der hinteren Extremität 275 – Extremitätenmuskeln bei anderen Tetrapodengruppen 279	
Branchialmuskulatur	284
Muskeln der typischen Kiemenbogen und ihre Derivate 285 – Muskeln des Hyoidbogens 287 – Kiefermuskeln 288	
Hautmuskulatur	290
Elektrische Organe	290
10 Coelom	292
Entwicklung des Coeloms 292 – Pericardhöhle 294 – Allgemeine Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle) 294 – Pleuraräume 296 – Coelom der Vögel und Säugetiere 297	
11 Mund · Kiemendarm (Pharynx) und Respirationsorgane	299
Mundhöhle	299
Munddrüsen 303	
Gebiß	303
Bau, Befestigung und Anordnung der Zähne 304 – Zahnentwicklung und Zahnersatz 305 – Zähne der niederen Vertebraten 309 – Gebiß der Säugetiere 312	
Kiemen	318
Kiemensystem der Haie 319 – Kiemen bei kieferlosen Fischen · Ableitung der Kiemen 321 – Kiemendarm (Pharynx) und Kiemen bei Knochenfischen und Tetrapoden 323	
Schwimmbase	325
Lungen	327
Aufbau und Struktur der Lungen 327 – Lungen bei Fischen 328 – Lungen bei Tetrapoden 330	
Derivate des Kiemendarmes	335
12 Verdauungssystem	336
Funktionen des Darmes 336 – Entwicklung des Darmes 337 – Gliederung des Darmes und Bau der Darmwand 338 – Oesophagus 341 – Magen 342 – Intestinum 345 – Spiraldarm 347 – Intestinum der höheren Vertebraten 347 – Leber 349 – Pancreas 352	

1 Einleitung

Dieses Buch soll in gedrängter Form die Organisation der Wirbeltiere und ihre stammesgeschichtliche Entwicklung aufzeigen. Unsere Darstellung stützt sich dabei auf eine vergleichende Betrachtung des Wirbeltierkörpers, basiert somit auf den Ergebnissen der *vergleichenden Anatomie*. Dieses Wissensgebiet ist an sich schon interessant und von mancherlei Nutzen. Von ganz besonderer Bedeutung ist jedoch die Tatsache, daß die durch die vergleichend anatomische Forschung nachgewiesenen Wandlungen von Form und Struktur mit funktionellen Veränderungen verknüpft sind, die – zusammen mit Änderungen des Lebensraumes und der Lebensweise – im Laufe ihrer langen und ereignisreichen Geschichte auf die Wirbeltiere eingewirkt haben. Der Evolutionsablauf ist bei den Vertebraten besser bekannt als bei irgendeiner anderen Tiergruppe. Ihre Stammesgeschichte liefert ausgezeichnete Illustrationen vieler allgemein biologischer Prinzipien. Für die Beschäftigung mit zahlreichen Teilgebieten der Zoologie ist die Kenntnis des Wirbeltierorganismus von praktischer Bedeutung. Dem jungen Medizinstudenten gibt ein solches Studium ein tieferes Verständnis für die Natur jener besonderen Spezies der Wirbeltiere, des Menschen, dem seine späteren Studien ausschließlich gewidmet sind.

Der größte Teil des Buches (Kapitel 6 bis 17) ist der Besprechung der Organe und Organsysteme vorbehalten. Das erste Kapitel bringt eine Übersicht über die allgemeine Organisation des Wirbeltierkörpers. Der Leser wird in die vergleichende Anatomie eingeführt und mit einigen Grundbegriffen vertraut gemacht. Die anschließenden Kapitel behandeln mehr allgemeine Probleme, wie die Stammesgeschichte der Wirbeltiere und deren Verwandtschaftsbeziehungen (Kapitel 2 und 3), oder vermitteln einige für das Verständnis der späteren Ausführungen notwendige Vorkenntnisse, so über Zellen und Gewebe als die Bauelemente des Organismus (Kapitel 4) und über die Embryonalentwicklung der Vertebraten (Kapitel 5).

Der Wirbeltierbauplan

Bilaterale Symmetrie

Eine Grundeigenschaft des Wirbeltierkörpers ist die bilaterale Symmetrie. Bei allen Vertebraten ist die eine Körperseite im wesentlichen ein Spiegelbild der anderen. Die Wirbeltiere teilen diesen Organisationstyp mit zahlreichen Evertebraten-Gruppen (Wirbellosen), so den Annelida (Ringelwürmer) und dem großen Stamm der Arthropoda (Gliederfüßler), der die Crustacea (Krebse), die Arachnoidea (Spinnentiere), die Insecta (Insekten) usw. umschließt. In starkem Gegensatz dazu steht die Radiärsymmetrie der Coelenterata (Hohltiere) und der Echinodermata (Stachelhäuter)¹. Bei

¹ Die Echinodermen „erwerben“ ihre radiärsymmetrische Organisation erst während der Metamorphose. Aus zunächst bilateralsymmetrischen Larven entwickeln sich – nicht nur im inneren Bau, sondern auch im äußeren Erscheinungsbild – mehr oder minder radiärsymmetrische Formen, obwohl unter den Seesternen auch aktive Räuber sind.

ihnen sind die Körperteile wie die Speichen eines Rades strahlig um eine Hauptachse angeordnet. Das Ausmaß der Aktivität der Tiere scheint mit dem Symmetriotypus korreliert. Die radiärsymmetrischen Echinodermen¹ und Coelenteraten sind im allgemeinen träge Formen. Sie bewegen sich langsam, sind am Boden befestigt oder lassen sich – wenn sie frei schwimmen – mit der Strömung treiben, statt aktiv zu schwimmen. Vertebraten, Arthropoden und marine Anneliden sind dagegen sehr aktive Tiere. Die Aktivität scheint einer der Schlüssel zum Erfolg der Wirbeltiere gewesen zu sein und ist in diesem Sinne gleichermaßen ein Kriterium wie irgendein anatomisches Merkmal.

Regionale Differenzierung

Bilateralsymmetrische Tiere sind in Längsrichtung in irgendeiner Weise in einanderfolgende Körperabschnitte gegliedert. Bei den Ringelwürmern sehen wir z. B. eine ziemlich regelmäßige Wiederholung recht ähnlicher Segmente. Bei den Insekten sind Thorax und Abdomen segmental gegliedert, während die Kopfsegmente zu einer Kopfkapsel verschmolzen sind. Auch die Wirbeltiere besitzen deutlich abgegrenzte Körperregionen, wenngleich sie jenen der Wirbellosen nicht direkt vergleichbar sind. Darüber hinaus weisen Organe und Organsysteme typische Lagebeziehungen zueinander auf, so daß sich ein allgemeiner Wirbeltierbauplan erkennen läßt (Abb. 1).

Die Wirbeltiere haben einen hoch spezialisierten *Kopf* (cephale Region); im Kopfbereich sind die Hauptsinnesorgane, die Hauptnervenzentren, die das Gehirn bilden, und die Mundöffnung nebst Anhangsorganen lokalisiert. Es besteht also bei den Vertebraten wie bei allen bilateralsymmetrischen Tieren (selbst beim Wurm) eine starke Tendenz zur *Cephalisation* (Kopfbildung), d. h. zu einer Konzentration wichtiger Organe am vorderen Körperende.

Bei allen höheren landlebenden Wirbeltieren folgt hinter dem Kopf der *Hals*. Er ist wenig mehr als ein Verbindungsstück, das die Bewegung des Kopfes gegenüber dem Rumpf ermöglicht. Die Ausbildung einer Halsregion ist jedoch kein primitives Wirbeltiermerkmal. Bei niederen wasserlebenden und kiemenatmenden Wirbeltieren liegt an dieser Stelle des Körpers die mächtige *Kiemenregion*, die den Atemapparat enthält. Die Ausprägung einer eindeutig charakterisierten Halsregion ist stets mit einem Übergang zur Lungenatmung und einer Rückbildung der Kiemen verbunden.

Der anschließende Hauptteil des Körpers ist der *Rumpf*. Er endet im Bereich des Anus oder der Kloake. Im Rumpf liegen die Körperhöhlen, die großen Organe, die Eingeweide. Bei den Säugetieren lassen sich im Rumpfbereich *Thorax* und *Abdomen* gegeneinander abgrenzen. Die Brusthöhle nimmt Herz und Lungen auf, die vom knöchernen Brustkorb umschlossen werden. Das Abdomen beherbergt den größten Teil des Verdauungstraktes. Bei den niederen Vertebraten ist dagegen die Rumpfre-gion nur unvollkommen unterteilt.

Bei den meisten Evertrebraten durchzieht das Darmrohr den Körper nahezu in ganzer Länge. Im Gegensatz dazu finden bei den Wirbeltieren Verdauungstrakt und übrige Eingeweide ihren Abschluß schon mehr oder weniger weit vor dem hinteren Körperende. Jenseits des Rumpfes erstreckt sich bei ihnen in typischer Weise der *Schwanz* (Caudalregion). Er enthält Skeletelemente und Muskulatur, aber keine Eingeweide, kein Coelom. Der Besitz einer hinter dem Anus gelegenen Schwanzregion ist eine Grundeigenschaft der Wirbeltiere, die – so scheint es – schon in einem frühen Stadium der Chordaten-Evolution ausgebildet wurde. Bei primitiven wasserbewohnenden Vertebraten ist der Schwanz verständlicherweise das Hauptbewegungsorgan. Bei den Landwirbeltieren verliert er vielfach an Bedeutung; oft aber ist er lang und an seiner Wurzel kräftig, bei vielen Amphibien und Reptilien gut entwickelt. Auch

bei den Säugetieren ist im allgemeinen ein Schwanz vorhanden. Er erscheint zwar häufig als ein mehr oder weniger schwaches Anhangsgebilde, ist aber bei manchen Formen für die Fortbewegung oder als „Ausdrucksorgan“ von wesentlicher Bedeutung. Bei den Vögeln ist der Schwanz verkürzt und wird funktionell durch die Schwanzfedern ersetzt, die von seinem Stumpf entspringen. Bei einigen Formen – Fröschen, bestimmten Affen und beim Menschen – ist der Schwanz äußerlich nicht mehr erkennbar.

Kiemen

Eine charakteristische Eigenheit der Wirbeltiere und ihrer nahen Verwandten – vielleicht das bezeichnendste Merkmal – ist die Ausbildung serial angeordneter Spalten oder Taschen in der Seitenwand des Kiemendarms: Kiemenspalten oder Kiemensäckchen. Auch bei den höheren Vertebraten, bei denen die Lungen die Aufgabe der Kiemen übernommen haben, werden im Embryonalstadium vorübergehend Schlundtaschen als seitliche, paarige Aussackungen des Kiemendarms (Pharynx) angelegt, gegen die sich die Oberhaut, Epidermis, in Form der Kiemenfurchen oder -taschen einsenkt. Bei den niederen wasserlebenden Wirbeltieren, bei denen die Schlundtaschen nach außen durchgebrochen und Kiemenspalten entstanden sind, entwickeln sich in den Wänden der Kiemenspalten die Kiemen als primäre Atmungsorgane. Unter den kleinen Evertebraten können viele Arten mit weicher, membranöser Oberflächenstruktur die benötigte Sauerstoffmenge durch die Haut aufnehmen. Bei Formen jedoch mit harter oder schalenartiger Oberfläche und vor allem bei größeren Tieren, wo das Verhältnis Oberfläche zu Körpermasse zu ungünstig wird, ist die Ausbildung von Kiemen (in irgendeiner Form) unbedingt notwendig. Die typischen Kiemen der Wirbellosen, wie wir sie bei Crustaceen oder Mollusken finden, sind reich verästelte Fortsätze der Körperoberfläche. Bei den Wirbeltieren entstehen dagegen die Kiemen von innen heraus in Verbindung mit dem Darmrohr. Das Wasser gelangt – im allgemeinen durch die Mundöffnung – in den „Schlund“ (Kiemendarm, Pharynx) und strömt durch die Kiemenspalten nach außen ab. An der Oberfläche der Kiemen findet hierbei der Austausch zwischen dem Sauerstoff des Wassers und dem Kohlendioxyd des Blutes statt. Ganz im Gegensatz dazu steht die Kiemenfunktion bei gewissen niederen Verwandten der Wirbeltiere. Hier dienen, wie wir noch sehen werden, Kiemen und Kiemenspalten in erster Linie der Nahrungsaufnahme. Diese Feststellung ist vielleicht geeignet, die für die Wirbeltiere ungewöhnlich erscheinende Vergesellschaftung von Atmungsorgan und Darmkanal zu erklären.

Chorda dorsalis

Bei allen Wirbeltierembryonen erstreckt sich vom Kopf bis zum Schwanz, längs des Rückens, ein langes, biegsames, stabförmiges Gebilde: die Chorda dorsalis (Notochorda). Bei den meisten Vertebraten ist die Chorda dorsalis im adulten Stadium weitgehend rückgebildet oder fehlt völlig. In diesem Falle wird sie durch die Wirbelsäule, das Rückgrat, ersetzt. Bei einigen niederen Vertebraten bleibt die Chorda jedoch erhalten. Sie bildet die Hauptstütze des Rumpfes bei bestimmten Wirbeltierverwandten (wie etwa Amphioxus), wo keine Wirbelsäule gebildet wird. Dieses primitive Stützorgan ist so kennzeichnend, daß die Wirbeltiere und ihre Verwandtschaft als der Stamm der Chordata benannt werden, ein Name, der auf die Ausbildung der Chorda dorsalis hinweist.

Nervensystem

Bei verschiedenen Gruppen bilateralsymmetrischer Wirbelloser sind Längsnervenstränge entwickelt. Sie sind jedoch häufig paarig und liegen lateral oder ventral im Körper. Nur bei den Chordaten finden wir einen einzigen Nervenstrang, der dorsal gelegen ist und über der Chorda dorsalis oder der Wirbelsäule den Rücken entlang läuft. Die Nervenstränge der Wirbelloser sind im allgemeinen solide Strukturen aus Nervenfasern (und Stützzellen), die zwischen ebenfalls soliden Gruppen von Nervenzellen, den sog. Ganglien, verlaufen. Die Chordaten besitzen dagegen ein röhrenförmiges, nicht in Ganglien gegliedertes Nervensystem mit einem zentralen, flüssigkeitsgefüllten Hohlraum. Bei verschiedenen Evertebraten hat der Prozeß der Cephalisation zu einer Konzentration der Nervenzentren in einem hirnnähnlichen Organ geführt. Unabhängig davon, so glauben wir, hat sich bei den Vertebraten am Vorderende des Nervenrohrs, das zum *Rückenmark* geworden ist, das *Gehirn* entwickelt. Nicht genau vergleichbar mit Bildungen bei den Evertebraten ist eine Reihe charakteristischer Sinnesorgane im Kopfbereich der Wirbeltiere: die paarigen lateralen Augen und, bei bestimmten primitiven Formen, ein oder zwei dorsale, nahezu median gelegene Augen; die im allgemeinen paarigen Riechorgane; die paarigen Labyrinthorgane (Gleichgewichtsapparat), zu denen sich bei den höheren Vertebraten ein besonderes Gehörorgan hinzugesellt.

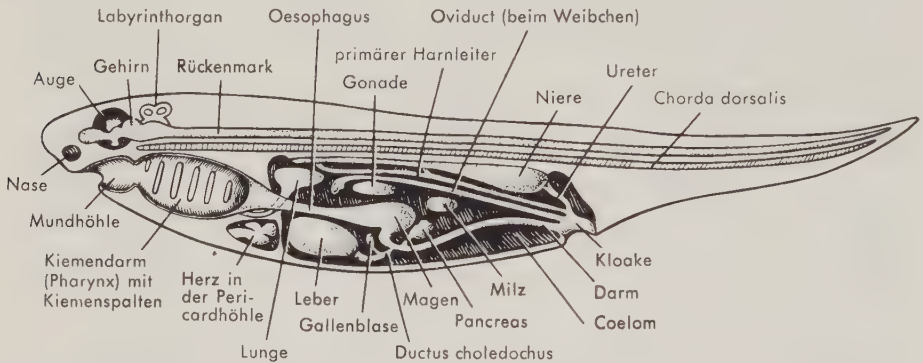


Abb. 1. Schematischer Längsschnitt durch ein „idealisiertes“ Wirbeltier. Lagebeziehungen der wichtigsten Organe.

Verdauungssystem

Alle Metazoen (von spezialisierten, parasitisch lebenden Formen abgesehen) besitzen einen verdauenden Hohlraum, der mit der Außenwelt in Verbindung steht. Bei vielen primitiven Metazoen bildet eine einzige Öffnung sowohl Eingang als auch Ausgang dieses Hohlraumes. Sie dient also gleichzeitig als Mund und Anus. Bei den Vertebraten, wie auch bei anderen höher entwickelten wirbellosen Metazoen, sind Eingang und Ausgang getrennt. Die Mundöffnung – als Ort der Nahrungsaufnahme – liegt nahe dem Vorderende des Körpers, im allgemeinen etwas auf der Unterseite. Bei Arthropoden und Anneliden reicht das Darmrohr bis zum hinteren Körperende. Bei den Wirbeltieren ist dies nicht der Fall. Hier liegt der Anus, an dem der nicht verwertete Darminhalt ausgeschieden wird, am Rumpfende, dem – wie bereits erwähnt – die Caudalregion folgt, in der ein Darmkanal fehlt.

Bei den meisten Wirbeltieren ist das Darmrohr in eine Reihe charakteristischer Abschnitte gegliedert, die verschiedene Aufgaben haben: *Mundhöhle*, *Kiemengen-*

bzw. *Pharynx*, *Oesophagus*, *Magen* und *Darm* (letzterer ist auf verschiedenartige Weise unterteilt). Bei den niederen Vertebraten ist vielfach ein Oesophagus nicht besonders abgegrenzt, bei einigen Gruppen kann sogar der „Magen“ fehlen. Bei den Säugetieren und einigen anderen Vertebraten (*Cyclostomata*, *Holocephali*, *Actinopterygii*) wird die hintere Öffnung des Verdauungstraktes vom *Anus* gebildet. Bei den meisten Wirbeltiergruppen findet sich jedoch als Endabschnitt des Darmrohres die *Kloake*, in die auch Harn- und Geschlechtswege einmünden.

Die *Leber* ist bei allen Wirbeltieren als großes Organ vorhanden, dessen embryonale Anlage von der ventralen Darmwand auswächst. Sie hat einerseits eine sekretorische Funktion, zum anderen – und das ist ihre Hauptaufgabe – dient sie der Speicherung und der Verarbeitung der Nährstoffe. Bei vielen Evertrebraten sind der Leber bis zu einem gewissen Grade ähnliche, aber verschieden gestaltete Organe ausgebildet. Bei den meisten Wirbeltiergruppen liegt dorsal das *Pancreas* als eine – primär – Verdauungsfermente sezernierende Drüse.

Nieren

Bei den Wirbellosen treten häufig nierenähnliche Organe auf. Sie übernehmen die Ausscheidung von stickstoffhaltigen Stoffwechselendprodukten und sorgen für die Aufrechterhaltung der richtigen Zusammensetzung der inneren Körperflüssigkeiten. Im typischen Fall bestehen sie aus in Reihen angeordneten, in bestimmter Weise strukturierten Kanälchen, den *Nephridien*. Von den Chordaten unterhalb der Vertebratenstufe besitzt *Branchiostoma* Nephridien von einem speziellen Typus. Bei den echten Wirbeltieren sind dagegen die *Nierenkanälchen*, die diese Aufgabe durchführen, andersartig gestaltet und in charakteristischer Weise in kompakten, paarigen Nieren zusammengefaßt, die an der dorsalen Leibeswand liegen. Die Ausführungsgänge der Nieren, die *Harnleiter*, sind verschiedener Genese. Sie führen in die Kloake oder nach außen. Längs ihrer Verlaufstrecke kann sich eine *Harnblase* entwickeln.

Fortpflanzungsorgane

Männliches und weibliches Geschlecht sind bei den Vertebraten, wie auch bei vielen Wirbellosen, nahezu unveränderlich festgelegt. Die Organanlagen, in denen die Keimzellen heranreifen, entwickeln sich entweder zur männlichen *Gonade*, dem *Hoden*, oder zur weiblichen Gonade, dem *Ovar*. Mit Ausnahme der niedersten Wirbeltiere führt bei allen Vertebraten ein Gangsystem Eier oder Spermien zu oder nach der Oberfläche (häufig auf dem Weg über die Kloake). Bei den Weibchen können spezielle Gangabschnitte für die Bildung von Eischalen oder die Entwicklung der Jungen vorhanden sein.

Kreislaufsystem

Bei den Vertebraten haben wir – wie bei vielen Wirbellosen – ein wohlentwickeltes Kreislaufsystem. Es besteht aus einer Körperflüssigkeit – dem Blut –, Leitungsrohren – den Gefäßen – und einer Pumpe – dem *Herzen* –, das die Zirkulation des Blutes in Gang setzt. Das Wirbeltierherz ist ein einheitliches, ventral und ziemlich kopfwärts gelegenes Organ. Viele Evertrebraten besitzen einen sogenannten „offenen“ Kreislauf: Das Blut wird vom Herzen durch die Gefäße in den Körper (Leibeshöhle) gepumpt, strömt dann frei und kehrt aus den Geweben der verschiedenen Organe wieder zum Herzen zurück, ohne nochmals von Gefäßen aufgenommen zu werden. Bei den Wirbeltieren, wie auch bei einigen der höher organisierten Wirbellosen (Anneliden), ist das Blutgefäßsystem geschlossen: Das Blut wird nicht nur durch die *Arterien* den

verschiedenen Organen zugeführt, sondern kehrt auch in geschlossenen Gefäßen, den *Venen*, zum Herzen zurück, nachdem es die Gewebe in feinen Haargefäßen, den *Kapillaren*, durchströmt hat. Bei den meisten Vertebraten bilden *Lymphgefäße* ein zusätzliches Kanalsystem, das Flüssigkeit aus den Geweben wieder dem Blutkreislauf zuführt. Bei vielen Wirbellosen sind in der Blutflüssigkeit metallhaltige Chromoproteide vorhanden, die beim Sauerstofftransport mithelfen. Unter den Wirbeltieren ist der Sauerstoffträger fast ausschließlich das eisenhaltige *Haemoglobin*, das nicht frei im Blutplasma, sondern in den roten Blutkörperchen, den *Erythrozyten*, enthalten ist. (Neben den roten Blutkörperchen sind im Wirbeltierblut noch weiße Blutzellen, *Leukozyten*, vorhanden, denen andere Aufgaben zukommen.)

Bei den Anneliden strömt das Blut im allgemeinen auf der Rückseite des Körpers nach vorn und fließt auf der Ventralseite nach hinten zu den Organen zurück. Bei den Wirbeltieren sind die Verhältnisse genau umgekehrt. Das Blut fließt vom Herzen nach vorn und (in einer primitiven Entwicklungsphase über die Kiemen) aufwärts (dorsalwärts), dann auf der Dorsalseite zurück zu den Organen des Rumpfes und des Schwanzes. Der Hauptrückstrom des Blutes – zumindest vom Verdauungstrakt – erfolgt ventral vom Darm (obgleich auch dorsale Venen von Bedeutung sind).

Coelom

Bei bestimmten Evertrebraten sind die inneren Organe in die Gewebe des Körpers eingebettet. Bei anderen dagegen entstehen mit einer minimalen Menge wäßriger Flüssigkeit gefüllte Körperhöhlen, die *sekundären Leibeshöhlen* (*Coelom*), in denen die Mehrzahl der wichtigsten Organe gelegen ist. Dies ist auch bei den Wirbeltieren der Fall. Die bedeutendste Körperhöhle – die *Peritonealhöhle* – nimmt einen wesentlichen Anteil des Rumpfes ein und umschließt den größten Teil des Verdauungstraktes; verschiedene andere Organe (Fortpflanzungs- und Harnorgane) drängen sich von dorsal gegen die Bauchhöhle vor. Kopfwärts ist von dem ursprünglich einheitlichen Coelom die *Pericardhöhle* abgetrennt, die das Herz umschließt. Bei den Säugetieren liegen die Lungen in gesonderten *Pleurahöhlen*.

Muskulatur

Bei den Wirbeltieren treten drei Formen des Muskelgewebes auf: *quergestreifte Muskulatur* (*Skelettmuskulatur*), *glatte Muskulatur* und *Herzmuskelgewebe*. Sie unterscheiden sich eindeutig in ihrem Feinbau und ihrem physiologischen Verhalten und sind im Organismus verschieden verteilt. Die quergestreifte Muskulatur umfaßt – grob gesagt – die Willkürmuskulatur des Kopfes, des Stammes, der Gliedmaßen und des Schwanzes sowie die Muskeln der Kiemenregion. Die etwas diffuser angeordnete glatte Muskulatur findet sich hauptsächlich in der Wand des Verdauungstraktes, der Gefäße und der ableitenden Wege des Urogenitalsystems. Die Herzmuskulatur ist quergestreift, unterscheidet sich aber in ihrem Feinbau und der Anordnung ihrer Bauelemente von der Skelettmuskulatur. Die quergestreifte Muskulatur der Leibeshöhle entwickelt sich, anders als die meisten Organsysteme, aus einer Reihe segmentaler Baueinheiten, den Somiten.

Skelet

Hartsubstanzen des Skelets sind bei allen Wirbeltieren vorhanden und bestehen – mit Ausnahme gewisser rückgebildeter oder (möglicherweise) primitiver Gruppen – zumindest teilweise aus Knochen. Die oberflächlichen Skeletteile, *Exoskelet* (Hautknochen), entsprechen funktionell dem „Panzer“ gewisser Evertrebraten und bestehen

aus typischem Knochengewebe. Die inneren Skeletelemente, *Endoskelet*, werden beim Embryo aus Knorpelgewebe gebildet, das aber häufig im adulten Stadium durch Knochen ersetzt wird. Knorpelähnliche Materialien treten auch bei Wirbellosen auf, *Knochengewebe* kommt jedoch allein den Wirbeltieren zu. Es unterscheidet sich im Aufbau und in der Feinstruktur von dem Material, welches das Chitin- und das Kalkskelet der Evertebraten bildet. Im Knochen ist vor allem Calciumphosphat neben einer geringen Menge Calciumcarbonat eingelagert, bei den meisten (wenn auch nicht allen) Evertebraten ist dagegen Calciumcarbonat die häufigste Calciumverbindung in Skeletstrukturen.

Extremitäten

Zwei Extremitätenpaare, ein vorderes und ein hinteres Paar, treten bei den meisten Wirbeltieren in Form von Flossen oder von Gliedmaßen auf und gewinnen bei den höheren Vertebraten zunehmend an Bedeutung. Sie sind jedoch bei niederen Wirbeltiergruppen (sowohl bei ausgestorbenen als auch bei rezenten Formen) kaum entwickelt oder fehlen völlig und dürfen deshalb nicht als absolut charakteristisch angesehen werden. Die Extremitäten können bei spezialisierten Vertebraten wieder verlorengegangen sein. Im Gegensatz zu den Gliedmaßen der Evertebraten besitzen die Wirbeltierextremitäten ein Innenskelet, dessen Muskulatur oberflächlich dazu angeordnet ist.

Segmentierung

Die großen Evertebratenstämme der Arthropoda und der Annelida zeigen eine *metamere Gliederung*: Die einzelnen Körperteile wiederholen sich in einer langen Reihe von Körpersegmenten. Bei den Anneliden ist diese Segmentierung leicht erkennbar, bei den Arthropoden kann die metamere Struktur im adulten Zustand mehr oder weniger verdeckt sein; im embryonalen oder im larvalen Stadium ist sie deutlich zu sehen.

Die Wirbeltiere sind auch segmentiert, aber die Segmentierung ist begrenzt. Sie hat sich augenscheinlich unabhängig von der Metamerie der Evertebraten entwickelt, bei denen alle Bauteile, von der Haut einwärts bis zum Darm, eine segmentale Gliederung zeigen. Bei den Vertebraten sind weder Haut, noch Darm, noch Leibeshöhle segmentiert. Die metamere Anordnung erstreckt sich primär nur auf die Muskeln der Leibeshöhle. In Abhängigkeit von der Anordnung dieser Muskeln und ihrer Nervenversorgung hat auch ein großer Teil des Skelets und des Nervensystems einen segmentalen Charakter angenommen.

Der Körper im Querschnitt

Wir haben bisher einige der wichtigsten Bauteile des Wirbeltierkörpers besprochen und hierbei vor allem darauf geachtet, in welcher Weise sie im Organismus in anteroposteriorer (craniocaudaler) Richtung angeordnet sind. Nunmehr wollen wir die allgemeine Organisation des Körpers betrachten, wie sie sich im Querschnitt darstellt.

Der strukturell am einfachsten gestaltete Körperabschnitt ist die bei vielen Wirbeltieren kräftig entwickelte Schwanzregion. Ein Schnitt durch den Schwanz (Abb. 2 A, C) zeigt im typischen Fall ein aufrecht stehendes Oval, dessen Oberfläche von der Haut gebildet wird. Etwas oberhalb des Mittelpunktes sehen wir die Chorda dorsalis oder die Wirbelsäule, die im allgemeinen im adulten Stadium an ihre Stelle getreten ist, und darüber einen Querschnitt durch das Nervenrohr. Zwischen den beiden Organen

bestehen unverändert enge topographische Beziehungen. Die Leibeshöhle und die von ihr umschlossenen Eingeweide fehlen im Schwanzbereich. Sie werden (in gewissem Sinne) durch die caudalen Blutgefäße vertreten, die unter (ventral) der Chorda dorsalis liegen. Fast der ganze übrige Teil der Schwanzregion wird von der im allgemeinen sehr kräftigen Muskulatur eingenommen. Diese Muskulatur ist durch ein dorsales und ein ventrales medianes Bindegewebe-septum in eine rechte und eine linke Hälfte geschieden, die Muskelmasse jeder Seite wiederum durch ein horizontales Myoseptum in einen dorsalen (epaxonischen) und einen ventralen (hypaxonischen) Anteil gegliedert.

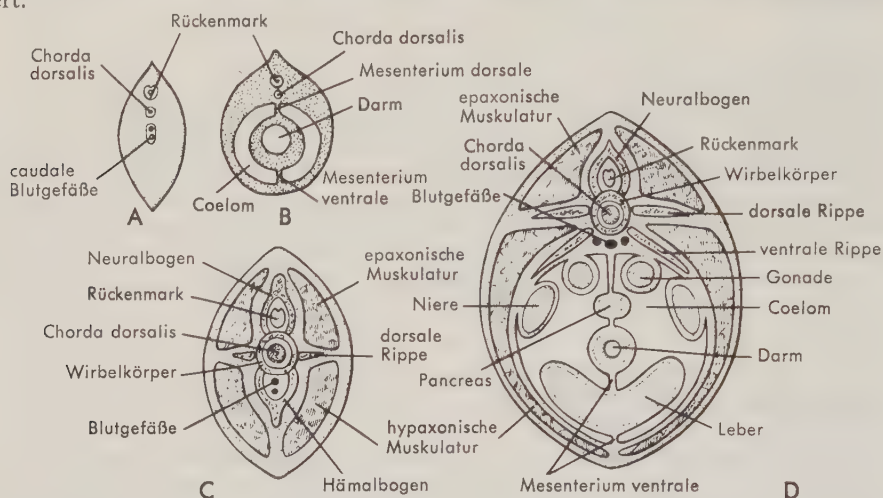


Abb. 2. Querschnitte durch den Körper eines Wirbeltieres. A, B Stark vereinfachte Schnitte durch Schwanz- und Rumpfreigion. Der Rumpf stellt ein „Doppelrohr“ (Leibeswand und Darmrohr) dar, dem Schwanz fehlt das „innere Rohr“ (Darmrohr); C, D detaillierte Schnittbilder durch Schwanz- und Rumpfbereich. Typische Lagebeziehungen der wichtigsten Organe.

Ein Schnitt durch den Rumpf ist wesentlich komplizierter, selbst wenn – wie in Abb. 2 B – die Darstellung stark vereinfacht und verallgemeinert ist. Man kann den Rumpf im wesentlichen als doppeltes Röhrensystem ansehen und seinen Aufbau etwa grob mit Decke und Schlauch eines altmodischen Automobilreifens vergleichen. Das Außenrohr enthält alle die Hauptbestandteile, die wir bereits bei dem Querschnitt durch die Schwanzregion gesehen haben: Chorda dorsalis, Neuralrohr und Muskulatur, die sich jederseits bis unter die deckende Hautschicht ausdehnt. Das Innere des Rumpfquerschnitts erweckt den Eindruck, als sei das im Schwanzbereich kleine Areal unter der Chorda dorsalis, in dem lediglich Blutgefäße vorhanden waren, zu der außerordentlichen Größe des Rumpfcoeloms ausgeweitet. Mit der Entwicklung dieses Hohlraums erhält das Außen„rohr“ des Rumpfes nunmehr zu der äußeren Oberfläche auch eine innere. Die Wandschicht, welche die Körperhöhle auskleidet, nennen wir das *Peritoneum*, und jenen Teil dieses Überzugs, der die Innenfläche des äußeren Rohres bedeckt, bezeichnen wir als *Peritoneum parietale*. Der Teil des Außenrohres zwischen der Leibeshöhle und der Körperoberfläche ist die Leibeswand.

Das „innere Rohr“ wird primär vom Schlauch des Verdauungstraktes gebildet. Seine Außenfläche, die der Leibeshöhle zugewandt ist, wird von Peritoneum überzogen: *Peritoneum viscerale*. Seine innere Wand bildet das Epithel, das den Verdauungstrakt auskleidet. Zwischen Außen- und Innenwand liegen, analog der Leibeswandmuskulatur, glatte Muskulatur und Bindegewebe. Beim Embryo steht der Darm mit dem „Außenrohr“ sowohl dorsal als auch ventral durch die *Mesenterien* in Verbin-

dung, dünnen Bindegewebsplatten, die jederseits von Peritoneum überzogen sind. Das dorsale Mesenterium – dorsal (oberhalb) des Darms – bleibt stets erhalten, der ventrale Teil wird häufig weitgehend rückgebildet.

Obwohl weitere Einzelheiten über die Anordnung der Organe im Coelom in einem späteren Kapitel behandelt werden, wollen wir bereits hier auf die Lage der Körpereingeweide näher eingehen. In Abb. 2 D haben wir zum Ausdruck gebracht, daß der Verdauungskanal nicht lediglich ein einfaches Rohr darstellt, sondern verschiedene Anhangsorgane („Auswüchse“) besitzt, deren epitheliale Auskleidung aus dem Darmepithel hervorgegangen ist. Am kennzeichnendsten sind: die Leber auf der Ventralseite und das Pancreas auf der Dorsalseite. Sie sind (in der Theorie und bis zu einem gewissen Grade beim Embryo) mediane Strukturen und haben sich in das ventrale oder das dorsale Mesenterium hinein entwickelt. Ferner können sich andere Organe in die Leibeshöhle vorwölben, die außerhalb des Coeloms – in der Leibeshöhle – entstanden sind. Bei vielen Wirbeltiergruppen drängen sich die Nieren im dorsolateralen Wandbereich, die Fortpflanzungsorgane – Ovarien und Hoden – mehr mediodorsal nach ventral gegen die Peritonealhöhle vor. Angemerkt sei, daß die Leibeshöhle nie so relativ weiträumig ist, wie sie in dieser und anderen Abbildungen erscheint; die Eingeweide füllen den verfügbaren Raum weitgehend aus.

Richtungen und Ebenen

Obwohl der Wirbeltierkörper im wesentlichen bilateralsymmetrisch gebaut ist, gibt es von dieser mehr allgemeinen Feststellung viele Ausnahmen. Organe, die ursprünglich in der Mittellinie liegen, können verlagert werden: Das Herz kann aus der Körpermitte herausgerückt sein; der abdominale Teil des Verdauungstraktes – Magen und Darm – besteht gewöhnlich aus zahlreichen Schlingen und Windungen, die in komplizierter Weise asymmetrisch angeordnet sind. Paarige Organe wiederum können recht beträchtliche Seitendifferenzen aufweisen. Bei Vögeln ist z. B. im adulten Stadium nur eines der beiden Ovarien (das linke) funktionstüchtig. Eine noch größere Asymmetrie zeigen die Plattfische, u. a. die Flunder, die im Jugendstadium noch völlig symmetrisch gebaut sind. Im Laufe der weiteren Entwicklung legen sie sich auf eine der beiden Körperseiten, und es entstehen zahlreiche Asymmetrien, von denen die Verschiebung des nunmehr „unteren“ Auges auf die andere „obere“ Seite am augenfälligsten ist.

In Theorie und Praxis kann der Körper eines Tieres auf mannigfache Weise unter verschiedenen Winkeln geschnitten werden. Denkt man sich den Körper in viele quere Scheiben zerlegt, so bezeichnet man diese Schnittebene als *transversal*. Verläuft jedoch eine Schnittebene in dorsoventraler Richtung längs durch den ganzen Körper vom Kopf bis zum Schwanz, so liegt sie *sagittal*. Führt man den Sagittalschnitt in der Körpermitte, d. i. in der Mediosagittalebene, so spricht man von einem Mediosagittal- oder *Medianschnitt*. Dazu parallele Schnitte können auch als Paramedianschnitte bezeichnet werden. Die dritte Hauptebene steht senkrecht auf den vorigen und schneidet den Körper ebenfalls in ganzer Länge. Sie verläuft jedoch (beim liegenden Körper) horizontal von der einen Körperseite zur anderen. Eine solche Ebene, die jeweils einen „Rücken“- von einem „Bauchteil“ trennt, wird als *Frontalebene* bezeichnet, da sie frontal, d. h. parallel zur „Stirnregion“ des Tieres, vor allem zur Stirn des Menschen, verläuft.

Für die Beschreibung der räumlichen Beziehungen der jeweiligen Bauteile und die Benennung der verschiedenen Organe ist die Richtung innerhalb des Körpers von Bedeutung. Die hierfür verwendeten Fachausdrücke, die also eine bestimmte Lage festlegen oder eine bestimmte Richtung angeben, seien nachfolgend kurz betrachtet.

Kopf- und Schwanzende bestimmen bei den meisten Wirbeltieren die Richtung, in der normalerweise die Bewegung des Tieres erfolgt. *Anterior* und *posterior* sind die hierfür üblichen Lagebezeichnungen; gebräuchliche Synonyme sind auch *cranial* und *caudal* bzw. *rostral* oder *oral* und *anal*. Ober- und Unterfläche, Rückenseite und Bauchseite werden im allgemeinen mit *dorsal* und *ventral* bezeichnet. Die Lage in der Transversalebene wird natürlich in bezug auf die Mittellinie angegeben; *medial* weist auf eine Lage zur Körpermitte hin, *lateral* auf eine davon entfernte Position.

Ein viertes Paar Termini – von geringerer Prägnanz, aber häufig gebraucht – sind *proximal* und *distal*. Der erste Ausdruck bezeichnet im allgemeinen jenen Körper- oder Organbezirk, der näher zur Rumpfmittle oder näher zu einem anderen wichtigen Bezugspunkt liegt, der letztere den weiter entfernten Teil. Diese Begriffe sind ohne weiteres an den Extremitäten und im Schwanzbereich anwendbar. Am Kopf und am Rumpf sind sie weniger eindeutig; doch können wir z. B. vom proximalen und vom distalen Teil eines Nerven sprechen, wobei wir selbstverständlich das Rückenmark oder das Gehirn als Bezugspunkt wählen, oder von proximalen und distalen Abschnitten der Arterien und hierbei das Herz als Zentrum annehmen usw.

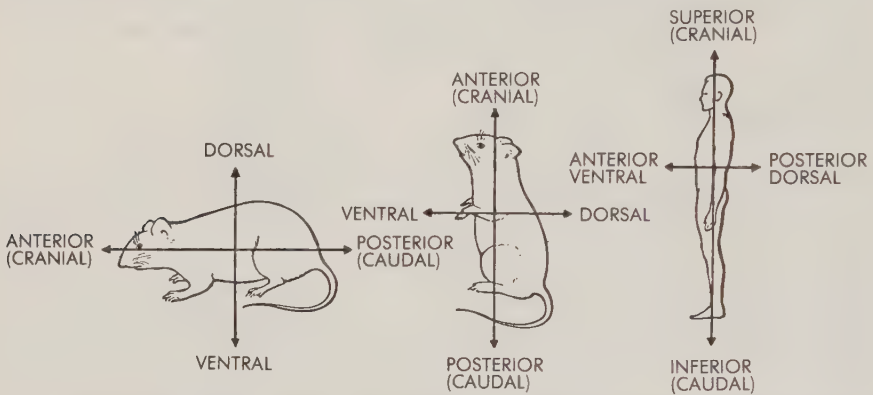


Abb. 3. Schematische Darstellung des Gegensatzes in den Lagebezeichnungen für Vertebraten mit „normaler“ Körperhaltung und für den „aufgerichteten“ Menschen.

Aus den genannten Eigenschaftswörtern, die eine bestimmte Lage bezeichnen, hat man durch die Anfügung der Endung -ad an den Stamm des Wortes Begriffe gebildet, die eine „Bewegung“ in eine bestimmte Richtung anzeigen, z. B. *caudad* usw.

Die wichtigsten Richtungsbezeichnungen: anterior, posterior, dorsal und ventral lassen sich unmißverständlich bei fast allen bekannten Wirbeltieren anwenden. Der Mensch bildet allerdings eine Ausnahme, er stellt ja gewissermaßen eine aberrante Form mit aufrechter Körperhaltung dar – und dies mag der Grund sein, weshalb für ihn abweichende Richtungsbezeichnungen geschaffen wurden.

Es ist bedauerlich, daß dies in der gebräuchlichen Terminologie der menschlichen Anatomie der Fall ist (Abb. 3). Kopf- und „Schwanz“ende des Körpers sind beim aufrecht stehenden Menschen oben und unten statt vorn und hinten und werden daher meist mit *superior* und *inferior* an Stelle von anterior und posterior bezeichnet. Natürlich ließen sich auch die Termini „cranial“ und „caudal“ anwenden, doch scheinen die Ärzte diese Alternativbezeichnungen ebensowenig zu schätzen wie die vergleichenden Anatomen. Hinzu kommt, daß superior und inferior in der lateinischen Sprache „höher“ und „niederer“ bedeuten und deshalb gelegentlich in der vergleichenden Anatomie als Synonyme für „dorsal“ und „ventral“ benutzt werden. Viel verwirrender ist jedoch, daß beim Menschen – völlig unnötigerweise – anterior

und posterior als Ersatz für ventral und dorsal gebraucht werden. Die Bauchseite des menschlichen Körpers wird im allgemeinen mit anterior, die Rückenseite mit posterior gekennzeichnet. So haben diese beiden Begriffspaare in der Humananatomie und im mehr allgemeinen Gebrauch eine gegensätzliche Bedeutung, was zu unnötigen Verwechslungen führen kann.

Jeder Spinalnerv z.B. hat zwei Wurzeln (s. Abb. 386, S. 477). Im Präpariersaal werden diese beiden Wurzeln an der menschlichen Leiche oft mit posterior und anterior bezeichnet. Versucht jedoch ein Neurologe, der mit (sagen wir) Ratten arbeitet, die gleiche Nomenklatur anzuwenden, so gerät er offensichtlich in ein Dilemma; denn die eine Wurzel ist nicht *mehr* „anterior“ oder „posterior“ als die andere. Sowohl bei der Ratte als auch beim Menschen ist ihre Bezeichnung als dorsal und ventral jedoch vernünftig und folgerichtig. Alteingefahrene Gewohnheiten, so widersinnig sie auch sein mögen, lassen sich nur schwer abstellen; die derzeit gültigen Nomina Anatomica sehen allerdings in solchen Fällen bereits die Anwendung der Termini „ventral“ und „dorsal“ vor.

Der Homologiebegriff

Schon in den ersten Anfängen der zoologischen Forschung wurde erkannt, daß innerhalb jeder größeren Tiergruppe ein gemeinsames Grundmuster für den Bauplan des Körpers besteht. Die gleichen Organe konnten bei vielen oder allen Gliedern einer Tiergruppe identifiziert werden, wenngleich sie häufig in Verbindung mit einem Wechsel der Verhaltens- und der Lebensweise in Größe, Form und selbst in der Funktion stark verändert waren. Nachdem in den sechziger und siebziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts das Prinzip der Evolution von immer mehr Biologen anerkannt wurde, erhielt der *Homologiebegriff* eine reelle Bedeutung: Er drückte die Erkenntnis aus, daß sich die spezifischen Organe der rezenten Vertreter einer Tiergruppe, wenn auch mit geringeren oder deutlicheren Veränderungen, von grundsätzlich gleichartigen Organen ihrer gemeinsamen Vorfahren herleiten. Für viele Jahrzehnte wurde nunmehr das Aufspüren solcher Homologien zu einem Leitmotiv der zoologischen Forschung.

Viele Ergebnisse derartiger Untersuchungen waren neu und aufregend. Es zeigte sich z. B., daß die drei kleinen Gehörknöchelchen im Mittelohr des Menschen (s. S. 467) in früheren Tagen Teile des Kieferapparates unserer fischähnlichen Vorfahren waren und noch früher – bei den ancestralen Vertebraten – einen Teil des Stützskelets der Kiemen bildeten. Die Muskeln, mit denen wir lächeln oder die Stirn runzeln, stammen von jenen Muskeln ab, mit deren Hilfe unsere Fisch-Vorfahren einst das Wasser durch die Kiemenspalten pumpten.

Homologe Organe sind solche, die bei den untersuchten Formenreihen identisch – die gleichen – sind. Was heißt aber „die gleichen“? Bei nur oberflächlicher Betrachtung könnte man annehmen, daß die gleiche Bausubstanz, wie sie derzeit vorhanden ist, gewissermaßen das genau gleiche Glied, die gleiche Lunge, der gleiche Knochen, von Generation zu Generation wie ein Erbstück weitergegeben wurde. Dies ist natürlich unsinnig, wenngleich eine solche Vorstellung die Gedanken mancher Untersucher unbewußt beeinflusst hat. In Wirklichkeit wird natürlich jedes Organ in jeder Generation neu geschaffen, und jede Identität zwischen homologen Strukturen beruht lediglich auf der Übereinstimmung oder der Ähnlichkeit der Entwicklungsvorgänge, die diese hervorgerufen.

Die Entwicklung der Genetik hat uns eine feste Grundlage für die Deutung dieser Vorgänge gegeben. Sie werden durch Erbinheiten, *Gene*, kontrolliert. Die ihnen entsprechenden Strukturen sind – zu einigen Tausend zumindest – in jeder tierischen

Zelle vorhanden. Die Entwicklung des Individuums wird durch die Gene gelenkt, die dem befruchteten Ei von den Eltern mitgegeben werden. Jedes Gen kann auf die Entwicklung einer Anzahl von Körperstrukturen und Körperteilen einwirken; umgekehrt wird jedes Organ in seiner Entwicklung durch eine beträchtliche Zahl Gene beeinflusst. Bleiben die Gene von Generation zu Generation unverändert, so bleiben auch die von ihnen hervorgerufenen Organe unverändert (sofern man von vorübergehenden Umgebungseinflüssen auf das Individuum absieht, die zwar augenfällig, aber nicht vererblich sind), und die Homologie ist eine absolute.

An den Genen können jedoch Veränderungen auftreten, *Mutationen*. Diese Mutationen rufen Abänderungen in den Strukturen hervor, deren Entstehung die Gene bewirken. Sind die Mutationen von begrenzter Wirkung und werden lediglich einige wenige Gene davon betroffen, so wird das Organ nur geringfügig verändert werden, und seine Homologie mit dem Elterntyp bleibt klar erkennbar. Sind die Mutationen dagegen zahlreich und in ihren Auswirkungen sehr ausgeprägt, so kann das Organ völlig umgestaltet werden, und seine Abkunft ist viel weniger deutlich. In gewissem Sinne ist ein Studium der Organhomologie lediglich ein Studium der von den Genen hervorgebrachten Erscheinungsbilder. Wenn die genetische Konstitution aller Tierformen gut bekannt wäre, so könnte die Entscheidung über die Homologie gewisser Strukturen aus dem Grad der Übereinstimmung jener Gene erschlossen werden, die an ihrer Entstehung mitwirken. Doch ist dies ohne praktische Bedeutung, denn nur von wenigen Tieren ist die genetische Zusammensetzung in adäquater Weise bekannt, und es ist unwahrscheinlich, daß unsere Kenntnisse jemals zu dem hierfür notwendigen Ausmaß vertieft werden können.

Was sind nun die besten Kriterien für die Feststellung einer Homologie? Die Funktion ist hierfür kein sicherer Führer, denn Organe, die bei zwei Tieren eindeutig homolog sind, können in ganz verschiedener Weise benutzt werden. Die Beobachtung zeigt, daß Form, Größe und Farbe eines Organs wenig sichere Hinweise für die Identität geben. Eine Ähnlichkeit in der allgemeinen anatomischen Lage und in den Beziehungen zu den Nachbarorganen ist ein viel nützlicherer Anhaltspunkt für die Feststellung der Übereinstimmung. Die besten Hinweise liefert eine Ähnlichkeit in der Ontogenese. Embryologische Vorgänge haben bei den Wirbeltieren einen konservativen Zug, und Organe, die im adulten Stadium ganz verschieden gestaltet sind, können ihre Homologie durch entsprechende Ähnlichkeit in den frühen Entwicklungsstadien enthüllen.

Die Homologie bezeichnet die morphologische Identität der Bauteile. Sie kann jedoch nicht aus einer eventuellen funktionellen Übereinstimmung erschlossen werden; denn eine Gleichartigkeit der Funktion stellt kein Homologiekriterium dar. Dagegen bildet auf der funktionellen Seite der Begriff *Analogie* in gewisser Hinsicht eine Parallele zu dem Begriff Homologie; analoge Organe sind Organe mit ähnlicher Funktion. Der Ausdruck Analogie wird jedoch im allgemeinen nur für *nicht* homologe Organe angewendet. Eine Lunge und eine Fischkieme sind z. B. analoge Organe; denn beide werden für die Atmung benutzt, aber sie sind ganz verschiedene Bildungen.

Adaptation und Evolution

Die mannigfachen Veränderungen, die Wirbeltierstrukturen erfahren haben, und die vielfältigen Funktionen, die sie übernahmen, sind das Ergebnis der Evolution. Man kann eine vergleichend anatomische Betrachtung der Wirbeltiere nicht durchführen, ohne sich eine allgemeine Vorstellung von der Natur der Evolutionsvorgänge zu machen. Die meisten strukturellen und funktionellen Veränderungen am Wirbeltierkörper sind ganz eindeutig adaptive Modifikationen an die Mannigfaltigkeit der

Lebensräume und Lebensweisen. Wie haben sich diese Anpassungen entwickelt? Eine eingehende Diskussion dieser Frage würde ein Buch für sich erfordern; wir können deshalb hier nur die allgemeine Natur der angeschnittenen Probleme und die wichtigsten derzeit diskutierten Interpretationsversuche ansprechen. Detailliertere Darstellungen sind in den Literaturhinweisen im Abschnitt „Evolutionstheorie“ genannt (S. 574).

Wir sprechen manchmal gedankenlos von adaptiven Veränderungen, als habe sie das Tier „gewollt“ oder als hätten seine Bedürfnisse und Wünsche in ihm selbst neue Strukturen hervorgebracht oder strukturelle Veränderungen ausgelöst. Es wäre für einen Fisch vorteilhaft, so könnte man denken, wenn er an Land gehen könne, und deshalb hätten einige Fische Gliedmaßen gebildet; es wäre gewissermaßen „schön“ gewesen, wenn die frühen Vorfahren der Kuh Zähne entwickelt hätten, mit denen sie besser mit Körnern und Gras fertig werden konnten, und so vergrößerten sich unverzüglich die Zähne.

Augenscheinlich sind solche Vorstellungen unsinnig. Dennoch stehen sie bestimmten Evolutionstheorien nicht allzu fern, die sich einer gewissen Beliebtheit erfreuten und noch erfreuen. Von ihren Anhängern wird angenommen, daß die Evolution ein übernatürliches Phänomen darstellt, daß die Umwandlungen durch irgendeine „innere“ Triebkraft im Organismus hervorgerufen werden oder daß sie das Ergebnis der „schöpferischen Idee“ einer übernatürlichen Kraft darstellen. Da solche Theorien unwissenschaftlich sind, können sie nicht mit wissenschaftlichen Methoden überprüft werden; aber wir dürfen nach vernünftigen Erklärungen für das Evolutionsgeschehen suchen, die auf bekannten Tatsachen basieren. Wenn uns jemand erzählt, die Arbeitsweise eines Automotors würde von einem darin wohnenden unsichtbaren Dämon kontrolliert, so können wir ihm nicht beweisen, daß er unrecht hat. Aber durch die Hinzufügung dieses hypothetischen Dämons wird nichts gewonnen, und wir würden einen Versuch vorziehen, die Funktion des Motors aus den bekannten Gesetzen der Mechanik, der Wirkungsweise des elektrischen Stroms und den explosiven Eigenschaften der Kohlenwasserstoffmoleküle zu erklären.

Ein überzeugender Versuch, die evolutiven Strukturumwandlungen zu deuten, war das Bekenntnis zur Vererbung erworbener Eigenschaften durch Gebrauch und Nichtgebrauch, für das sich vor über einem Jahrhundert als erster LAMARCK eingesetzt hat. Wenn die Vorfahren der Giraffe ihren Hals immer nach dem Laubwerk an höheren Ästen streckten, so würden, nach dieser Theorie, die Auswirkungen dieses Streckens von Generation zu Generation auf die Nachkommenschaft übertragen, und die Fähigkeit zur Bildung eines verlängerten Halses würde allmählich im Erbgut verankert werden. Wenn die Eidechsen-Vorfahren der Schlangen aufhörten, ihre Gliedmaßen zur Fortbewegung zu benutzen, so wäre schließlich ein Verlust der Extremitäten das Endergebnis des fortgesetzten Nichtgebrauchs. Diese eingängige Theorie scheint einfach, vernünftig und natürlich. Doch ist ihr derzeitiges Ansehen wahrlich gering. Kurz zusammengefaßt läßt sich sagen, daß trotz wiederholter Anstrengungen bisher niemand in der Lage war, einen gültigen Beweis für irgendein Beispiel der Vererbung erworbener Eigenschaften zu liefern. Für ein Tier nützliche Bauteile können im Laufe der Zeit sowohl an Größe als auch an Kompliziertheit des Aufbaus zunehmen und tun dies oft, umgekehrt können unnütze oder wenig gebrauchte Bildungen verschwinden. Doch fehlt bis jetzt auch noch der geringste Hinweis, daß Gebrauch oder Nichtgebrauch von Teilen durch ein Individuum eine wie auch immer geartete Auswirkung auf die Gestaltung seiner Nachkommenschaft hat.

Die genetische Forschung hat in den jüngst vergangenen Jahrzehnten aufgezeigt, daß evolutive Veränderungen auf Mutationen zurückgehen. Diese können zwar auch größere Wirkungen entfalten, verursachen aber meist nur kleinere Veränderungen:

Eine bestimmte Mutation bei der Fruchtfliege hat z.B. kein größeres sichtbares Ergebnis als die Aufspaltung einer einzigen Borste. Die chemische Struktur jener Bausteine, die bei Mutationen eine Rolle spielen, ist heute – zumindest im Prinzip – bekannt, und wir wissen, daß chemische und physikalische Einflüsse (u.a. die Wirkung von Strahlen) Mutationen auslösen können. Zum Verständnis der Evolution ist eine subtile Kenntnis dieser an sich hoch interessanten Sachverhalte nicht erforderlich, so daß sie hier nicht weiter erörtert werden sollen. Bezüglich der Evolutionstheorien sind zwei Erkenntnisse von besonderer Bedeutung: (1) Es gibt keinen Hinweis für einen „Plan“ oder eine „Richtung“ der Mutationen. Sie scheinen eher ganz ziellos zu sein, als nach irgendeiner Richtung zu weisen. Einige können vorteilhaft sein, die meisten jedoch sind augenscheinlich schädlich, und viele sind letal. (2) Es liegt kein Beweis vor, daß Mutationen irgendeine Beziehung zu Gebrauch oder Nichtgebrauch der Körperorgane haben. Von dem Individuum erworbene Eigenschaften haben keinen spezifischen Einfluß auf die Art der Genmutationen in den Geschlechtszellen – Mutationen, deren Wirkung in der Nachkommenschaft fort dauert.

Der Mutationsvorgang scheint so zu einer blinden, ungerichteten Änderung zu führen. Aber die Wirbeltierevolution hat doch mit Sicherheit sowohl nutzvolle als auch adaptive Veränderungen gezeigt. Wie können solche Ergebnisse aus dem Mutationsvorgang resultieren?

Unsere heutigen Vorstellungen über die Mechanismen der Evolution gehen auf DARWIN zurück. In seiner 1859 erschienenen Veröffentlichung „Über den Ursprung der Arten“ lieferte er, abgesehen von einer Vielzahl von Beweisen, daß die Evolution tatsächlich stattfand, erstmals eine überzeugende Theorie dafür, wie sie sich vollzog: die Theorie der *natürlichen Auslese*. Ihm waren verständlicherweise die heute verfügbaren Daten der Genetik ganz unbekannt, aber er vermutete folgerichtig, daß irgendein Vererbungsmechanismus existieren müsse, wie er uns nunmehr vertraut ist. Bei einem Angebot zielloser Mutationen wird die *natürliche Auslese* mächtig wirken, um die ungeeigneten Typen auszulöschen und um die tauglicheren Individuen zu bewahren, bei denen eine oder eine Reihe nützlicher Mutationen im Keimplasma eingetreten war.

DARWIN ging von der Feststellung aus, daß bei allen Tier- und Pflanzenarten Variationen auftreten, die schließlich erblich werden. Dies sind einleuchtende und allgemein anerkannte Vorstellungen: Gleiches erzeugt Gleiches. Es ist auch natürlich, daß sich die Individuen einer Art unter Ausschöpfung ihrer biologischen Möglichkeiten fortzupflanzen suchen, so daß ihre Zahl geometrisch ansteigen würde, gäbe es kein Korrektiv (ein Kabeljauweibchen legt jährlich zwischen 2 und 9 Millionen Eier. Das daraus resultierende [theoretische] Vermehrungspotential ist geradezu unvorstellbar). Da bei den meisten Formen die Individuenzahl *nicht* übermäßig zunimmt, muß eine sehr hohe „Säuglingssterblichkeit“ bestehen. DARWIN setzte voraus, daß bereits kleine Unterschiede die Überlebensfähigkeit eines Tieres beeinflussen. Evolutive „Verbesserungen“, d. h. erbliche Veränderungen, die das Überleben begünstigen, müssen demnach in den nachfolgenden Generationen vermehrt auftreten. Schließlich würden diese „Variationen“ zur Norm werden, und „neue“ Eigenschaften wären entstanden.

Obwohl die Grundlagen der Vererbungslehre bereits 1865 durch MENDEL entdeckt wurden, waren sie zu DARWINs Zeiten noch nicht allgemein bekannt, und er hatte keine wirkliche Kenntnis vom Mechanismus der Vererbung. Heute gehört dieses Wissen bereits zur „biologischen“ Allgemeinbildung und wird in den entsprechenden Schulbüchern vermittelt. Bei der Vererbung kommt es nicht zu einer echten „Mischung“, sondern sie erfolgt durch die Weitergabe mehr oder weniger eigenständiger Erbinheiten. Für jedes Merkmal, dessen Ausprägung von vielen Geneigenschaften abhängen kann, erhält ein Individuum – mit verschiedenen Ausnahmen, die hier nicht behandelt werden müssen – ein Gen von jedem Elternteil. Wenn dieses Tier

Ei- oder Samenzellen bildet, so wird jede Keimzelle eines der beiden ursprünglichen Gene enthalten. Gene können gelegentlich ihre Struktur und ihre Eigenschaften ändern – eine solche Veränderung ist eine Mutation, und die mutierte Form des Gens wird vererbt. Genmutationen oder Neukombination vorhandener Gene sind für neue Individualeigenschaften verantwortlich, die die Überlebenschancen eines Tieres positiv oder auch negativ verändern können. (Außer den im molekularen Bereich auftretenden Genmutationen können sich Anzahl oder Struktur der Chromosomen ändern, numerische und strukturelle Chromosomenmutationen. In der Pflanzenzucht spielt eine Vermehrung des Chromosomensatzes, Polyploidisierung, eine beträchtliche Rolle, sie wird als Genommutation bezeichnet.)

Offensichtlich liegen die Dinge nicht ganz so einfach, und es sind zahlreiche Schwierigkeiten zu berücksichtigen. Zum ersten ist es selten möglich, ein Merkmal einfach als „gut“ oder „schlecht“ einzustufen. Wert oder Unwert für das Individuum werden durch dessen Lebensraum bestimmt. Ein dichtes Fellkleid ist für ein arktisches Säugetier sicher von großem Vorteil, in den Tropen könnte es sich sehr nachteilig auswirken. Einige Merkmale haben im allgemeinen eine günstige Wirkung (z. B. eine bessere Regulation der mittleren Körpertemperatur) und andere nicht (wenn sie z. B. die normale Entwicklung beeinträchtigen), und doch sind derartige Merkmale wahrscheinlich selten. Auch unter geänderten Umweltbedingungen werden sich in der Regel jene Merkmale, die einmal „ausgelesen“ wurden, wiederum als vorteilhaft erweisen und bei einer erneuten Selektion bestehen.

Zum zweiten bedeutet es eine fast unzulässige Vereinfachung, wenn man sagt, ein Merkmal wie „blauäugig“ wird vererbt, wenn das zuständige Gen vorhanden ist. Zwar kann sich die Potenz zur Entwicklung blauer Augen vererben, ob diese tatsächlich ausgebildet werden, hängt aber von einer Vielzahl anderer Faktoren ab. Die Einschränkung einer besonderen Nahrungskomponente könnte die Fähigkeit des Tieres mindern, das geeignete Pigment zu bilden, oder – als besonders extremes Beispiel – das Merkmal „blauäugig“ kann offensichtlich nicht entstehen, wenn die Entwicklung der Augen insgesamt auf irgendeine Weise verhindert wird.

„Ausgelesen“ wird, zum dritten, nicht ein spezifisches Merkmal. Tiere können nur als Ganzes überleben oder nicht, und alle Merkmale eines Tieres müssen so beschaffen sein, daß es überleben und sich fortpflanzen kann, wenn die „guten“ Gene, die es besitzt, vererbt werden sollen. Einzelmerkmale müssen nicht nur nützlich sein, sondern auch insoweit zusammenwirken können, daß ein passend ergänztes Ganzes entsteht. Wenn somit von einem bestimmten Merkmal gesagt wird, daß es „vorteilhaft“ sei und deshalb ausgelesen wurde, darf man nicht vergessen, daß in dieser Beweiskette mehrere Glieder ausgelassen wurden. Derartige Abkürzungen einer Beweisführung sparen Zeit und Mühe. Wenngleich sie in diesem Text – wie auch in anderen Lehrbüchern – häufig gebraucht werden, muß man sie doch als verkürzte Schlußfolgerungen erkennen.

Als vierter Punkt sei hervorgehoben, daß im allgemeinen die Gene in den Zellen eines Tieres zweifach vorhanden sind (je ein Gen von jedem Elternteil); wenn die beiden Partner eines Genpaares sich hinsichtlich der Merkmalsausprägung etwas unterscheiden, so überwiegt vielfach die Wirkung des einen Gens die des anderen Allels bei der Ausgestaltung der Strukturen oder Funktionen, deren Entstehung sie kontrollieren. Es ist augenfällig, daß die Selektion keinen Einfluß auf das „schwächere“, das rezessive Gen eines solchen Genpaares hat, wenn nicht zufällig die beiden Partner eines solchen Paares in gleicher Weise rezessiv sind. Eine kurze Überlegung macht uns deutlich, daß es als Folge dieser Situation praktisch unmöglich ist, eine rezessive Mutante, selbst wenn sie in hohem Maße schädlich ist, aus einem Tierbestand (Population) vollständig zu entfernen, in dem sie sich einmal festgesetzt hat. Es ist anzunehmen, daß in einer solchen Population – besonders in veränderter Umge-

bung – Umstände eintreten können, unter denen sich bestimmte „unterdrückte“ Varianten oder deren Kombinationen möglicherweise als sehr viel vorteilhafter erweisen – falls sie sich bei einem Individuum durchsetzen können – und zu einer evolutiven Änderung in der gesamten Population führen. Jede Art verfügt, so scheint es, in ihrem „gene pool“ über eine Menge Variationsmöglichkeiten, die sie weitgehend in die Lage versetzen, sich einer neuen Situation anzupassen. Genetisch „Neues“ entsteht dann ohne zusätzliche Mutation.

Der vorstehend skizzierte Mechanismus der Evolution kann für die Deutung vieler in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere und anderer Organismen beobachteter Entwicklungszüge herangezogen werden. Es ist anzunehmen, daß sich im Laufe der Zeit Individuen mit abweichenden Struktur-, Bau- und Funktionsmerkmalen entwickelten. Diese wurden in unterschiedlichen, geographisch getrennten Populationen unter verschiedenartigen Umgebungseinflüssen getestet, so daß differente Eigenschaften ausgelesen wurden. Überdies dürften die Mutationen, die in den einzelnen Populationen auftraten und der Selektion unterlagen, nicht dieselben gewesen sein. Nach einem ausreichenden (und unterschiedlich langen) Zeitabschnitt hatten sich die Teilpopulationen so weit von der Ausgangspopulation isoliert, daß sie mit dieser keine natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft mehr bilden konnten, aus den Populationen waren neue Arten entstanden.

Parallelbildung und Konvergenz bezeichnen Entwicklungsprozesse, bei denen sich zwei Tiergruppen unabhängig voneinander, aber in gleicher Richtung veränderten bzw. – von abweichend gestalteten Vorfahren ausgehend – einander ähnlich wurden. Hierbei werden gleichartige Eigenschaften zur Erfüllung ähnlicher Aufgaben ausgelesen. Der Besitz von „Flügeln“ ist z.B. eine wesentliche Voraussetzung für das Fliegen. Vogelflügel und Flughaut der Fledermäuse weisen gewisse Ähnlichkeiten auf, sie haben sich jedoch ganz unabhängig voneinander aus „normalen“ Vordergliedmaßen entwickelt. Solche „Übereinstimmungen“ sind – zumindest in der Theorie – niemals vollkommen. Fledermäuse bleiben Säugetiere, und Vögel bleiben Vögel. Alle Merkmale, die nicht unmittelbar mit dem Fliegen zu tun haben, sind gruppentypisch gestaltet und einander völlig unähnlich.

Dieses Fehlen einer vollkommenen Ähnlichkeit stützt das „Gesetz“, wonach die Evolution nicht umkehrbar ist. Ein Tier kann nicht mehr zu einer früheren Entwicklungsstufe zurückkehren, weil seine Umwelt nicht mehr völlig die gleiche sein kann; gerade die Gegenwart der abgeleiteten Form hat sie verändert. Ebenso ist die Chance äußerst unwahrscheinlich, daß passende Mutationen in der richtigen Folge auftreten und in genau umgekehrter Richtung auf dem früheren Evolutionsweg zurückführen. Natürlich können Baumerkmale, die früher erworben wurden, wieder verloren gehen. Auch wenn dies eine gewisse Umkehr der Entwicklung darstellt, so ist sie doch unerheblich. Einige Parallelbildungen können Umkehrungen treffend vortäuschen: die spindelförmige Gestalt und das allgemeine Erscheinungsbild der Haie, der Ichthyosaurier (ausgestorbene Reptilien) und der Delphine bilden ein klassisches Beispiel. Delphine sind jedoch keineswegs wieder auf die Fischstufe zurückgekehrt – sie sind typische Säugetiere mit Lungen (statt Kiemen), mit windungsreichen Endhirnhemisphären (statt mit einem primitiven Gehirn), mit Nachnieren (statt Opisthonephros) usw. So fischähnlich Säugetiere sein oder werden mögen, sie können sich keinesfalls in echte Fische zurückverwandeln.

Die Merkmalsunterschiede, die der Selektion unterliegen, können sehr klein sein, und der notwendige Selektionsvorteil ist oft überraschend gering. Zwar wurden komplizierte mathematische Formeln entwickelt, um die Veränderungen aufzuzeigen, die sich bei unterschiedlichen Selektionsvorteilen oder verschiedenen Ausgangshäufigkeiten eines Merkmals ergeben, doch genügen schon wenige Minuten spielerischer Beschäftigung mit Bleistift und Papier, um sich von der Richtigkeit obiger Aussagen

zu überzeugen. Die Evolution unterliegt nicht dem „Alles-oder-nichts-Gesetz“; die gegenteilige Behauptung trifft einfach nicht zu, auch wenn man immer wieder lesen oder hören kann: Dieser Merkmalsunterschied ist zu gering, um irgendeine Bedeutung zu haben.

Abschließend noch eine Bemerkung zur Theorie der Selektion und ihren Konsequenzen: Selektion mißt lediglich die unterschiedlich erfolgreiche Fortpflanzung. Sie enthält keine teleologische Komponente, sie ist nicht zweckgerichtet. Aus diesem Grunde kann die Selektion ein Tier lediglich an die vorgegebenen Umweltbedingungen anpassen. Dennoch wird der Terminus „Präadaptation“ häufig gebraucht. Er beschreibt die Situation, daß ein Merkmal oder eine Gruppe von Merkmalen – ausgelesen, weil für die aktuelle Gegebenheit angepaßt oder vorteilhaft – sich später unter geänderten Bedingungen als noch vorteilhafter erwies und so dem Tier gestattete, unter den neuen Bedingungen zu überleben oder sich ihnen in entsprechender Weise anzupassen. Lungen sind z. B. für nahezu alle Landwirbeltiere von wesentlicher Bedeutung und mußten ausgebildet sein, bevor die Tiere „an Land gingen“. Gleichzeitig mußte das Merkmal „Lunge“ an den ursprünglichen Lebensraum „Wasser“ angepaßt sein (und war es auch), wo es erstmals auftrat. Die spätere „Nutzung“ des Organs durch das Landwirbeltier war gewissermaßen ein günstiger Zufall, ein Glückstreffer der Evolution.

Allometrien

Oberflächen-Volumen-Beziehungen

Häufig beobachtet man in einer Tiergruppe, daß sich große und kleine Formen hinsichtlich der relativen Größe ihrer verschiedenen Organe oder Teile deutlich unterscheiden. Regelmäßige Proportionsunterschiede in ontogenetischen Reihen und zwischen nahverwandten Arten sind seit langem bekannt. Z. B. besitzen innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises die kleineren Arten relativ größere Gehirne als die Vertreter der größeren Arten. Bei Vögeln und Säugetieren nimmt innerhalb einer Art das relative Herzgewicht mit steigendem Körpergewicht ab. Derartige Proportionsunterschiede und Proportionsänderungen werden als *Allometrien* bezeichnet.

Beobachtet man Form- und Proportionsänderungen während des individuellen Wachstums oder bei wachsenden Individuen der gleichen Art, so spricht man von *ontogenetischer* Allometrie (Heterauxesis). Form- und Proportionsunterschiede adulter Individuen derselben Art nennt man *intraspezifische* Allometrie. Zwischen unterschiedlich großen, nahverwandten Arten können *interspezifische* Allometrien, zwischen unterschiedlich großen Formen einer echten Abstammungsreihe *evolutionäre* Allometrien bestehen. (Intraspezifische, interspezifische und evolutionäre Allometrien werden auch als Allomorphosis bezeichnet.) Übertrifft das „Tempo“ des Organwachstums (allgemeiner: der Zunahme einer Teilgröße des Organismus) das „Tempo“ der Körpergewichtszunahme (Zunahme der Bezugsgröße), so sprechen wir von *positiver* Allometrie. Die oben erwähnte Abnahme des relativen Hirn- oder Herzgewichtes bei steigendem Körpergewicht ist ein Beispiel für eine *negative* Allometrie. Erfolgt die Zu- oder die Abnahme von Organ- und Körpergewicht (Teil- und Bezugsgröße) in gleichem Verhältnis, so ändert sich das relative Organgewicht nicht, es liegt *Isometrie* vor.

Allometrien lassen sich mit Hilfe der sogenannten Allometrieformel erfassen. In $y = bx^a$ bedeutet y die Teilgröße, x die dazugehörige Bezugsgröße. Der Exponent a bestimmt den Anteil von x an y , und im Faktor b sollen sich alle übrigen Einflüsse ausdrücken, die y mitbestimmen. Logarithmiert man die Allometrieformel, so erhält

man eine Gleichung 1. Grades. Die Allometriekonstanten lassen sich für die jeweilige Stichprobe mit Methoden der Regressionsrechnung ermitteln.

Die Allometriegleichung ist eine empirische Funktion, die sich in der Praxis als brauchbare Näherungsgleichung für zahlreiche Anwendungsgebiete bewährt hat. Sie macht Änderungen der chemischen Zusammensetzung des tierischen Organismus faßbar, beschreibt die Beziehungen zwischen physiologischen Phänomenen (Atmungsfrequenz, Pulsfrequenz, Stoffwechseltätigkeit) und Körpergröße und drückt die Zuordnung von Teilgrößen des Organismus zu dessen Gesamtgröße aus. Die Ursachen, die allometrische Größenänderungen hervorrufen, sind allerdings zur Zeit noch nicht klar erkennbar. Die Allometriegleichung läßt sich nicht aus den Grundvorstellungen über das Wachstum ableiten. Die Anschauung, daß Allometrien als „zwangsläufig wirksame Mechanismen“ Proportionsänderungen hervorrufen, ist ebenso wenig bewiesen wie die Hypothese, daß ein Fortbestehen ontogenetischer Allometrien in der Phylogenese bei Änderung der Körpergröße einen Evolutionsmechanismus darstellt. Besser belegt ist die Vorstellung, daß ontogenetische und intra-spezifische Allometrien innerhalb bestimmter Größenbereiche Ausdruck funktions-gerechter Proportionsänderungen sind. Schon GALILEI hatte darauf hingewiesen, daß *bei einer Änderung der Größe eines Tieres (oder eines anderen Objektes) die Oberfläche proportional dem Quadrat der linearen Dimension anwächst (oder sich vermindert), während sich das Volumen proportional dem Kubus der linearen Dimension ändert.*

Dieses Prinzip ist von weitreichender Bedeutung, denn Oberflächen-Volumenbeziehungen sind bei einer Vielzahl von Bau- und Funktionsmerkmalen nachgewiesen worden. Nehmen wir nur zwei typische Beispiele: (1) Die Stärke einer Gliedmaße ist (wie die einer jeden Tragsäule) proportional ihrem Querschnitt, der sich im Quadrat der linearen Dimension ändert, während das Gewicht, das sie trägt, der dritten Potenz (dem Kubus) der linearen Dimension entspricht. Infolgedessen kann ein Elefant nicht gazellenschlanke Beine haben. (2) Die Nahrungsmenge, die ein aktives Tier benötigt, steht in einem bestimmten Verhältnis zu seinem Volumen²; die Menge der Nährstoffe, die sein Darm resorbieren kann, hängt von der Fläche der Darmwand ab. Als Folge davon haben große Tiere einen unproportioniert längeren Darm oder einen Darm mit komplizierten Strukturen, welche die innere Oberfläche für die Verdauung vergrößern.

Nomenklatur

Der Student, der sich mit der Wirbeltiermorphologie befaßt, sieht sich einer verwirrenden Fülle ungewohnter Namen für anatomische Gebilde gegenüber. Dies ist mißlich, aber unvermeidlich. Wirbeltiermerkmale sind zahlreich; für viele gibt es keine Alltagsnamen. Selbst wo solche Namen verfügbar sind, sind sie oft unbestimmt und im allgemeinen Sprachgebrauch wenig exakt definiert. Ferner ist es wünschenswert, ein internationales System der Fachausdrücke zu haben, das in dem gleichen Sinn von den Wissenschaftlern eines jeden Landes verstanden wird.

Als man begann, die Anatomie zu studieren, waren alle „gelehrten“ Bücher selbstverständlich in Latein geschrieben. Infolgedessen wurden bereits vorhandene lateinische Namen für anatomische Bauteile angewendet, und wenn keine Ausdrücke existierten, so wurden sie aus griechischen oder lateinischen Wurzeln geschaffen und in eine lateinische Form gegossen. Einige Hinweise für die Bildung anatomischer Fachausdrücke sind in Anhang 2 gegeben. Heutzutage hat das Latein aufgehört, eine

² Die Betonung liegt hierbei auf aktiv; der Grundumsatz in der Ruhestellung ist etwas anderes.

internationale Sprache zu sein, soweit es den allgemeinen Text eines wissenschaftlichen Buches betrifft. Die lateinischen anatomischen Bezeichnungen sind jedoch noch in Gebrauch. Wir können nicht ohne sie auskommen, wenngleich wir sie oft in einer etwas „eingedeutschten“ Form gebrauchen und z. B. vom „Deltamuskel“ an Stelle von „M. deltoideus“ oder von der „Frontalnaht“ anstatt der „Sutura frontalis“ sprechen.

Latein ist natürlich eine flektierbare Sprache. Ihre Haupt- und Eigenschaftswörter haben eine Vielzahl von Endungen, nicht nur, um Singular oder Plural auszudrücken, sondern auch für die verschiedenen Kasus und das ziemlich willkürliche grammatikalische Geschlecht. Bis in die jüngst vergangenen Jahrzehnte gehörte eine gewisse Kenntnis der lateinischen Grammatik zur geistigen Ausrüstung eines jeden Studenten, und die Anwendung der lateinischen Terminologie bot keine Schwierigkeiten. Heute ist dies nicht mehr der Fall; bedauerlicherweise, kann man nur sagen, denn auch ein Biologe sollte wenigstens so viel Latein können, um solche Ungeschicklichkeiten zu vermeiden, von „Humerusen“ anstatt von *Humeri*, von „Femuren“ statt von *Femora* zu sprechen. Glücklicherweise ist die Zahl der Endungen von Substantiven und Adjektiven gering, die im allgemeinen bei den anatomischen Ausdrücken gebraucht werden, und diese sind leicht erlernbar (s. Anhang 2).

Üblicherweise werden in der anatomischen Nomenklatur bei Bauteilen, die bei den Säugetieren – insbesondere beim Menschen – vorhanden sind, die hierfür gebrauchten Namen auch für die gleichen Bildungen bei anderen Formen verwendet. So haben z. B. der Mensch und viele Säuger eine *Clavicula*, ein Schlüsselbein, und das entsprechende Element im Schultergürtel sollte bei Reptilien, Amphibien oder Fischen mit dem gleichen Namen bezeichnet werden, selbst wenn sein Äußeres ganz verschieden ist. Manchmal jedoch wurde eine Gleichsetzung zu übereilt vorgenommen und ein Name falsch angewendet. Die Knochenfische besitzen einen der *Clavicula* in der Lage ähnlichen Knochen, der gewöhnlich auch so bezeichnet wird. Nunmehr wissen wir aber, daß die Teleosteer die echte *Clavicula* verloren haben; der hier vorhandene Knochen ist etwas ganz anderes (das *Cleithrum*, s. S. 197). Wenn die Homologie zweifelhaft ist, so dürfte es besser sein, einen anderen Namen für die fragliche Bildung zu gebrauchen. Z. B. gibt es am Oberschenkel der Reptilien einen Muskel, der möglicherweise dem *M. sartorius* der Säuger homolog ist; da aber gewisse Zweifel an der Homologie bestehen, ist es üblich, dem Reptilienmuskel einen anderen Namen zu geben: *M. ambiens* (S. 276). Wenn bei niederen Formen ein anatomisches Merkmal auftritt, dem ein entsprechendes Äquivalent bei den Säugetieren fehlt, so muß selbstverständlich ein neuer Name geprägt werden.

Obwohl die anatomische Terminologie ziemlich beständig und einheitlich ist, entstehen Unterschiede in den Bezeichnungen zwischen Vertretern verschiedener Arbeitsrichtungen und verschiedener Länder. Aus dem löblichen Wunsch heraus, eine weitgehende Einheitlichkeit zu erreichen, hat die deutsche „Anatomische Gesellschaft“ auf ihrer Versammlung in Basel zu Beginn dieses Jahrhunderts eine umfassende Liste der Fachausdrücke vorgelegt, von denen die Mitglieder hofften, daß sie überall angenommen würden. Diese Terminologie, kurz „BNA“ bezeichnet, wurde fast allgemein in den anatomischen Unterricht übernommen und hat sich bei den Ärzten weitgehend durchgesetzt. Eine Reihe von Termini der Basler Nomenklatur war, wie wir zuvor am Beispiel der Lagebezeichnungen gesehen hatten, nicht sehr geschickt ausgewählt. Durch die von dem Internationalen Anatomikongreß 1955 in Paris beschlossene, überarbeitete Nomenklatur, die zuletzt auf dem Tokioter Kongreß 1975 ergänzt wurde, hat sich die Situation beträchtlich gebessert, und allmählich beginnen die in die *Nomina Anatomica* eingearbeiteten, revidierten *Nomina* die alten Termini im Medizinerunterricht zu verdrängen. Auch die Veterinäranatomie benutzt eine „Standard“-nomenklatur. Alle diese Terminologien gehen jedoch von den Säugetieren aus.

tieren aus, so daß ihre Anwendung bei niederen Vertebraten Schwierigkeiten bereiten kann.

Taxonomie und Klassifikation

Die verschiedenen Tiere müssen Namen haben, wenn man über sie sprechen will. Die Namen werden um so nützlicher sein, je mehr Information sie geben. Selbstverständlich muß über die Namen ein allgemeines Übereinkommen bestehen, so daß jeder-mann sie verstehen kann. Kein System ist vollkommen, auch die Benennung der Tiere nicht, und doch gibt es ein brauchbares und allgemein akzeptiertes System (binomi-nale Nomenklatur), das auf den schwedischen Botaniker LINNAEUS zurückgeht und auf der 1758 erschienenen 10. Auflage seines *Systema naturae* basiert.

Grundeinheit der Klassifikation von Pflanzen und Tieren ist die Art, *Species*. Leider gibt es dafür keine universell anwendbare Charakterisierung, weil bei Museums- oder Fossilmaterial nur Gestaltmerkmale berücksichtigt werden können, grundsätzlich aber biologische Besonderheiten bedeutsamer sind. Die *biologisch definierte* Art ist eine unter natürlichen Bedingungen freiwillige Fortpflanzungsgemeinschaft (mit freier Gattenwahl), die fruchtbare Nachkommen zeugt. Grundsätzlich sollten von dieser Definition ausgehend die Artenmerkmale festgelegt werden. Dies ist jedoch nur für zeitgleich lebende Individuen möglich. Für fossile Formen ist der biologische Art-begriff verständlicherweise nicht anwendbar. Er muß auch bei Individuengruppen versagen, die sich ungeschlechtlich fortpflanzen (viele Pflanzen, eine Reihe Evertebra-ten, einige Tunicaten und selbst einige wenige Eidechsen). Hier bleibt nur die Möglichkeit einer in gewissem Maße künstlichen Artzuweisung auf Grund von Merkmalsübereinstimmungen und -ähnlichkeiten. Problematisch ist die Artabgren-zung nach den genannten Kriterien auch bei Populationen, die sich möglicherweise fruchtbar kreuzen können, deren weit entfernte Lebensräume jedoch eine Fortpflan-zungsgemeinschaft unter natürlichen Bedingungen ausschließen. Die Beobachtung, daß sich unter gewissen (nicht natürlichen) Bedingungen, besonders in der Gefangen-schaft, Individuen kreuzen können, die jedermann getrennten Arten zuordnet (z. B. Löwe und Tiger), spricht nicht gegen die grundsätzliche Bedeutung der biologischen Artdefinition. In der Mehrzahl der Fälle können (nicht nur rezente) Arten nach Gestaltmerkmalen unterschieden, abgegrenzt und mit entsprechender Erfahrung bestimmt werden. Löwe, Tiger, Leopard und Jaguar sind allesamt Großkatzen, unterscheiden sich deutlich voneinander; sie sind alle „gute“ Arten. Die Aussage, daß eine Individuengruppe dann eine Art „ist“, wenn sie von einem kompetenten Syste-matiker als Art angesehen wird, erscheint etwas überpointiert, weil sie wichtige biologische Gesichtspunkte nicht beachtet.

Die Arten sind in größere und höhere Einheiten gegliedert. Alle Arten gehören zu Gattungen, Genera (Singular: Genus), alle Gattungen zu Familien, alle Familien zu Ordnungen, alle Ordnungen zu Klassen und alle Klassen zu Stämmen, Phyla. Die „Art“³ Haushund, *Canis familiaris*, z. B. ist zugeordnet der Gattung *Canis* (Hunde), der Familie Canidae (Hundeartige), der Ordnung Carnivora (Fleischfresser), der Klasse Mammalia (Säugetiere) und dem Stamm Chordata (Chordatiere). Manchmal ist eine weitere Unterteilung notwendig. Hierfür gebraucht man die Vorsilben „Über-“, „Unter-“ und „Zwischen-“. In einigen Fällen werden noch andere Kategorien eingefügt, sie sind selten und brauchen hier nicht erörtert zu werden. Für die

³ Eine korrektere systematische Zuordnung der Haustiere, die allerdings noch keine allgemeine Anerkennung fand, hat BOHLKEN vorgeschlagen. Er bezeichnet die Haustier, „art“ mit dem Artnamen der Wildform, die jeweils domestiziert wurde, als „forma familiaris“. Da alle Haushunderassen vom Wolf, *Canis lupus*, abstammen, lautet demnach die Artbezeichnung für den Haushund „*Canis lupus forma familiaris*“.

Kategorien oberhalb der Art fehlen paßgerechte Abgrenzungskriterien oder Definitionen. Es handelt sich strenggenommen um künstlich geschaffene Einheiten, für die es allerdings in einer Reihe von Fällen auch in der Umgangssprache gebräuchliche Bezeichnungen gibt. In dem zuvor genannten Beispiel umfaßt die Gattung *Canis* die „Wolfs- und Schakalartigen“ – Haushund, Wolf, Kojote, Gold-, Schabracken- und Streifenschakal, Abessinischer Wolf. Zu den Echten Füchsen, Gattung *Vulpes*, gehören Rotfüchse, Kitfüchse und Afrikanische Großohrfüchse. Beide Gattungen werden – gemeinsam mit weiteren Genera – in der Familie Hunde(artige), Canidae, zusammengefaßt. Die Hörnchen, Sciuridae, bilden eine Familie in der Ordnung Nagetiere, Rodentia.

Da alle systematischen Kategorien oberhalb des Artniveau Kunstprodukte sind, und da fortwährend neue, taxonomisch relevante Befunde erhoben werden, gibt es keine absolut „korrekte“ Klassifikation, keine allgemein gültige Übereinkunft. Im Idealfall sollte die taxonomische Gliederung die Stammesgeschichte der Tiere widerspiegeln. Eine solche Klassifikation wird häufig als „natürliches System“ bezeichnet. In der Theorie besitzen alle Glieder eines Taxon (Art, Gattung oder welche Stufe auch immer) einen gemeinsamen Vorfahren, den sie nicht mit den Angehörigen eines anderen vergleichbaren Taxon teilen. Doch ist dies reine Theorie; denn – abgesehen davon, daß der gemeinsame Ahne ohne eine lückenlose fossile Vorfahrenreihe, die es nicht gibt, unbekannt bleiben muß – es besteht kein Übereinkommen, ob die gemeinsame Ahnform theoretisch ein Individuum, eine Art oder eine höhere taxonomische Einheit ist. Nichtsdestoweniger geht die Mehrzahl der Autoren davon aus, daß die von ihnen verwendete Klassifikation, so weit wie möglich, das „natürliche“ System wiedergibt. In jüngster Zeit wurden andere Einteilungssysteme, basierend auf formalen Ähnlichkeiten, vorgeschlagen. Die meisten von ihnen stimmen mit der traditionellen Klassifikation weitgehend überein, doch sind die ihnen zugrunde liegenden Vorstellungen keineswegs allgemein anerkannt.

Anhang 1 gibt eine Übersicht über das System der Chordaten. Wie jede Einteilung ist sie in mancher Hinsicht willkürlich, und die meisten Zoologen werden mit der einen oder anderen systematischen Zuordnung nicht voll übereinstimmen. Sie soll jedoch für dieses Lehrbuch als systematisches Grundgerüst dienen. Leider kann es in der zoologischen Systematik leicht zu Mißverständnissen kommen. Es gibt nicht nur eine große Zahl von Synonymen (z. B. wird die Ordnung mit der deutschen Bezeichnung „Schildkröten“ mit den lateinischen Namen „Testudines“, „Testudinata“ oder „Chelonia“ belegt), sondern es wird in vielen Fällen auch die gleiche Benennung für verschiedene Gruppen gebraucht (einige Autoren bezeichnen z. B. mit dem hier als Ordnungsnamen eingesetzten Terminus „Crossopterygii“ die von uns als „Sarcopterygii“ benannte Unterklasse). Die hier gegebene systematische Übersicht ist gemäßigt konservativ und „normgerecht“. Nur an wenigen Stellen wurde von den üblichen Termini oder der gebräuchlichen systematischen Zuordnung abgewichen, um die spezifischen Eigenheiten oder Verwandtschaftsverhältnisse der angesprochenen Tiergruppe nach unseren Vorstellungen ausdrücken zu können.

Abschließend seien noch einige praktische Hinweise für den Umgang mit der zoologischen Nomenklatur gegeben. Die Bezeichnungen der Taxa sind lateinisch (oder latinisiert – sie können auf das Griechische, auf Eigennamen oder auf andere Quellen zurückgehen). Gattungs- und Artnamen (sowie die Benennung der in der Regel auf Grund geographischer Gegebenheiten abgrenzbaren Unterarten) unterliegen den internationalen Nomenklaturregeln. Für sie gilt – von gewissen Ausnahmen abgesehen – das Prioritätsgesetz, gültig ist der Name der ersten (ältesten) Beschreibung nach 1758. Die Termini der höheren Taxa sind nicht in gleicher Weise festgelegt. Sie können geändert werden, wenn neue Erkenntnisse über die systematische (verwandtschaftliche) Zuordnung der Tiergruppen dies wünschenswert erscheinen lassen.

Gattungs- und Artbezeichnungen werden immer *kursiv* gesetzt, zumindest wird dies gefordert (z.B. *Canis lupus*). Für höhere Kategorien ist gewöhnliche Schrift üblich. Die Kursivschreibung wird bei Hand- oder Schreibmaschinenschrift durch einfache Unterstreichung symbolisiert (z.B. Canis lupus). Gattungsnamen werden stets mit großem Anfangsbuchstaben geschrieben, Artbezeichnung selbst dann nicht, wenn sie auf einen Eigennamen zurückgehen (z.B. *Sciurus carolinensis*, das Grauhörnchen im östlichen Nordamerika). Der Gattungsname kann allein stehen, bei der Artbezeichnung muß stets der Gattungsname hinzugesetzt werden. Gattungsnamen dürfen innerhalb des Tierreichs nur einmal verwendet werden, z.B. *Sciurus* für die Gattung „Hörnchen“. Artnamen können dagegen bei verschiedenen Genera vorkommen (z.B. *carolinensis* bei den Gattungen *Blarina*, *Castor* und *Evotomys*). Die Termini für Kategorien oberhalb der Gattungsstufe werden stets mit großem Anfangsbuchstaben geschrieben und im Plural gebraucht. Die Namen der Familien werden durch Anfügung der Endung *-idae* an den Namen der als Typus dienenden Gattung gebildet (z.B. von der Gattung *Canis* die Familie *Canidae*). Die Namen der Unterfamilien enden auf *-inae*, der Überfamilien auf *-oidea*. Für Kategorien von der Unterordnung aufwärts gibt es keine Normen für Benennung oder Namensendung. An die deutschen Bezeichnungen wird verschiedentlich die Endung *-artige* angefügt (z.B. Hundearartige).

2 Der Wirbeltierstammbaum

Obwohl wir uns in diesem Buch in erster Linie mit den Wirbeltieren selbst befassen wollen, dürfen wir nicht jene Tiergruppen völlig außer acht lassen, denen zwar eine Wirbelsäule fehlt, die sich aber doch eng an die Vertebraten anschließen. Die Beschäftigung mit diesen niederen Formen trägt dazu bei, daß wir Organisation und Geschichte der Wirbeltiere besser verstehen lernen. Weiterhin verdient ihr Stammbaum zumindest eine kurze Erörterung, obgleich (wie wir sehen werden) unsere Kenntnisse über die frühen Vorfahren der Vertebraten noch gering sind. In diesem Kapitel wollen wir zunächst bestimmte kleine maritime Tiere, die sicherlich in irgendeiner Weise den Wirbeltieren nahestehen, als niedere Chordaten kennenlernen, anschließend die möglichen Verwandtschaftsbeziehungen der Vertebraten zu den verschiedenen Stämmen der Wirbellosen diskutieren und schließlich versuchen, einen möglichst gut begründeten Wirbeltierstammbaum aufzustellen.

Die Wirbeltiere bilden keinen eigenen Stamm im Tierreich. Sie stellen lediglich einen Unterstamm – wenn auch den bei weitem größten – des *Stammes der Chordatiere* (*Chordaten*) dar, dessen andere Glieder hier kurz betrachtet werden sollen. Den „niederen Chordaten“ fehlen eine Wirbelsäule und manch andere der progressiven Bildungen ihrer Wirbeltiervarianten. Sie weisen jedoch in unterschiedlichem Maße allgemeine Organisationsmerkmale auf, die für die Vertebraten charakteristisch sind und anderen Stämmen des Tierreichs fehlen. Diese Merkmale kennzeichnen sie als wahrhafte Verwandte der Wirbeltiere, mit denen sie zu Recht in einer gemeinsamen Gruppe zusammengefaßt werden. Der Ausdruck Chordata selbst drückt aus, daß im allgemeinen eine Chorda dorsalis (Rückensaite) oder eine ihr äquivalente Struktur vorhanden ist. Ebenso bildet ein dorsales Nerven„rohr“ ein gemeinsames Merkmal. Die am meisten kennzeichnende Baueigentümlichkeit ist wohl die Tatsache, daß bei fast allen Chordaten – zumindest während der Embryonalentwicklung – Kiemenspalten ausgebildet werden.

Amphioxus

Viele Untersucher teilen den Stamm der Chordata in vier Unterstämme auf: Hemichordata, Urochordata, Cephalochordata und Vertebrata (die Reihenfolge drückt in etwa die Zunahme der Organisationshöhe aus). Kehren wir hier einmal diese Ordnung um und beginnen unsere Besprechung der niederen Chordaten mit den Cephalochordaten, bei denen die Ähnlichkeit mit den Wirbeltieren am deutlichsten hervortritt. Der Unterstamm umfaßt nur wenige, verwandte Formen, die gewöhnlich mit dem Trivialnamen Amphioxus bezeichnet und den Gattungen *Branchiostoma* und *Asymmetron* zugeordnet werden (Abb. 4, 5). Diese kleinen, durchscheinenden Tiere, fischähnlich im Aussehen und in den Proportionen, kommen im seichten Meerwasser in verschiedenen Gebieten der Erde, mancherorts gehäuft, vor. Wie ihre Gestalt vermuten läßt, können sie schwimmen, wenngleich die Schwimm-

bewegungen angesichts der geringen Entwicklung der Flossen wenig wirkungsvoll sind. Die meiste Zeit verbringen sie, mit dem Körper eingegraben, im Sand des Meeresgrundes, aus dem lediglich das vordere Körperteil herausragt.

Trotz ihres fischähnlichen Äußeren sind die Branchiostomidae weit primitiver als alle Fische. Den Lanzettfischchen fehlen paarige Flossen oder entsprechende Gliedmaßen. Knorpelähnliches Material versteift zwar die Kiemen, den Flossensaum und die Mundregion, doch wird kein Teil des normalen Wirbeltierskelets, wie Wirbel, Rippen oder Schädel, ausgebildet. Das wesentlichste Skeletelement ist eine hoch entwickelte Chorda dorsalis, die während des ganzen Lebens erhalten bleibt und (im Gegensatz zu den Vertebraten) bis zur „Nasen“spitze reicht. Dieser Tatsache verdankt der Unterstamm seinen Namen: Cephalochordata. Die Chorda verhindert ein

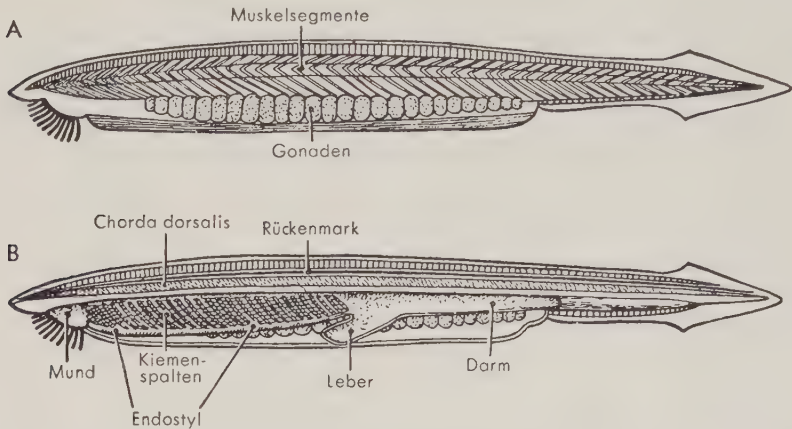


Abb. 4. *Branchiostoma*, ein primitiver Vertreter der Chordaten. A Darstellung der unter der durchsichtig gedachten Haut gelegenen Organe; B Sagittalschnitt. (Nach GREGORY)

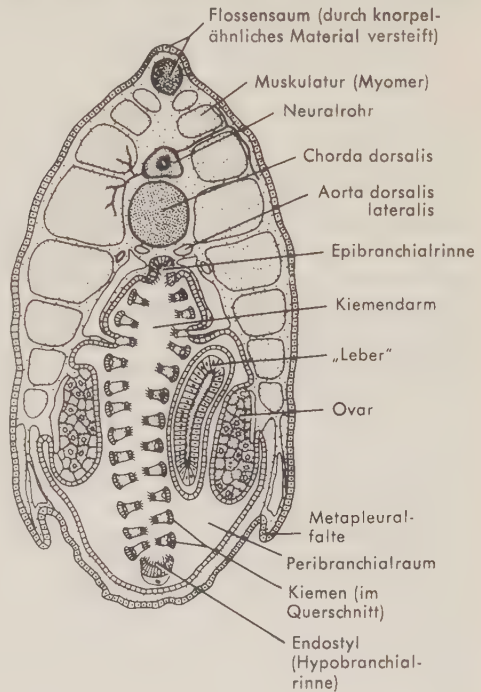
Zusammenschieben des Körpers bei kräftigen Schwimmbewegungen und dient als zentraler „Träger“, an dem die Organe befestigt sind. Von dem hohlen, dorsal gelegenen Nervenrohr (Rückenmark) gehen, in serialer Folge, alternierend ventrale und dorsale Nerven ab, wobei sich – entsprechend der Asymmetrie des Körpers – die Austrittsstellen der rechten und der linken Seite weder in der Höhe noch im Querschnittsniveau entsprechen. Am Vorderende des Rückenmarks ist der Zentralkanal zwar weitlumiger, die Wandung jedoch nicht verdickt. Ein echtes Gehirn fehlt. Kopfsinnesorgane, entsprechend der Nase und dem Auge der Vertebraten, sind nur unvollkommen angelegt (und im Hinblick auf das Auge dem Wirbeltierauge nicht homolog). Ebenso wie bei den Fischen besteht die somatische Muskulatur aus V-förmig gestalteten Muskelsegmenten (Myomeren), die in der seitlichen Körperwand hintereinandergereiht sind. Alternierende Kontraktionswellen dieser Muskulatur rufen eine (schlängelnde) Schwimmbewegung hervor.

Der Verdauungstrakt ist größtenteils recht einfach gebaut. Der Eingang zur Mundhöhle wird von einem dorsal fast geschlossenen Ring versteifter Mundcirren (Lippententakel) umsäumt. Der Kiemendarm ist caudalwärts ausgedehnt und erstreckt sich nahezu über die halbe Körperlänge. An den Kiemendarm schließt sich der Darm als gerades Rohr an und läßt kaum Zeichen einer Gliederung in aufeinanderfolgende Kammern erkennen, wenngleich die chemische Aufbereitung der Nahrung vorwiegend im vorderen Darmabschnitt, die Resorption im hinteren Teil erfolgt. Eine große, taschenartige Aussackung der ventralen Darmwand wird im allgemeinen mit der

Leber der Vertebraten verglichen, obgleich die Homologie zweifelhaft ist. In der Aussackung, auch Caecum genannt, kann Nahrung von Epithelzellen phagozytiert und intrazellulär verdaut werden, wie dies bei vielen Evertrebraten, nicht aber bei Wirbeltieren geschieht. Wie bei den Vertebraten endet das Darmrohr mit dem Anus weit vor dem hinteren Körperende, das so einen typischen Schwanz(abschnitt) bildet.

Der Kiemendarm (*Pharynx*) ist für die Nahrungsaufnahme hoch spezialisiert. *Amphioxus* lebt von organischen Partikeln, die aus dem Meerwasser entnommen werden. Das Wasser wird mit Hilfe von Flimmerhaaren durch die Mundöffnung

Abb. 5. Querschnitt durch den Kiemendarm von *Branchiostoma*. Der Peribranchialraum, der Kiemendarm (*Pharynx*), Leber, Ovar usw. umschließt, liegt nur scheinbar im Körperinnern. In Wirklichkeit stellt er einen durch die Metapleuralfalten abgegrenzten, außerhalb des Organismus gelegenen Raum dar, analog z. B. der Kiemenkammer der Knochenfische. Er entsteht dadurch, daß die Metapleuralfalten sich vergrößern, seitlich der Kiemendarmwand ventralwärts vorwachsen und miteinander verschmelzen. Mit der Außenwelt steht der Peribranchialraum durch eine hinter der Körpermitte gelegene Öffnung, Branchialporus, in Verbindung. Da die Kiemenspalten schräg verlaufen, wird durch einen vertikal geführten Schnitt (wie in der Abb.) eine Reihe hintereinander gelegener Kiemenspangen getroffen. (Z. T. nach AL-HUSSAINI und DEMIAN)



eingestrudelt. Die Partikelchen werden abfiltriert, wenn das Wasser durch die Kiemenspalten ausströmt. Diese sind sehr zahlreich, weit mehr als bei irgendeinem Wirbeltier. Es können 50 und mehr paarige Kiemenspalten auftreten, und jede Spalte verdoppelt sich, indem von ihrem dorsalen Rand ein Zapfen ventralwärts wächst und sie teilt. Bevor dieser Zapfen den ventralen Wandabschnitt erreicht hat, haben die Kiemenspalten eine U-Form und ähneln den Kiemenspalten der Eichelwürmer (Abb. 9, S. 31). Das gesamte Kiemensystem besitzt eine Umhüllung, die diese empfindlichen Organe schützt, wenn sich *Amphioxus* in den Sand eingräbt. Zwei Falten, die *Metapleuralfalten*, wachsen seitlich der Kiemendarmwand ventralwärts, verbinden sich miteinander und grenzen als taschenartigen Hohlraum den *Peribranchialraum* (*Atrium*) ab, der nur durch eine kleine Öffnung, den Branchialporus (Atrioporus), mit der Außenwelt in Verbindung steht. Der Peribranchialraum dehnt sich nach dorsal aus. Seine Wand verwächst mit der Wand des Kiemendarms, und die Kiemenspalten brechen in den Peribranchialraum durch. Wenngleich jedoch die Kiemenspalten durch ihre besondere Ausprägung die Verwandtschaftsbeziehungen des Lanzettfischchens zu den Wirbeltieren betonen, so unterscheiden sie sich doch vom Kiemenapparat der Vertebraten sowohl durch ihre Aufgabenstellung als auch durch ihre Arbeitsweise. Es

scheint, daß bei *Amphioxus* die „Atmung“ größtenteils durch die Haut erfolgt – die im Gegensatz zur Haut der Vertebraten ganz dünn ist – und daß hier, ebenso wie bei anderen niederen Chordaten, die Kiemen hauptsächlich Nahrungsfänger sind. Ferner wird der Wasserstrom durch die Kiemen bei den Wirbeltieren durch die Pumpbewegung der Muskulatur hervorgerufen; bei *Amphioxus* ist dafür allein die Tätigkeit der Flimmerhaare verantwortlich, die im Kiemendarm in ganz besonderem Maße entwickelt sind. Ein auffälliges Merkmal ist die Ausbildung einer medioventral (hypobranchial) gelegenen Rinne, *Endostyl*, die längs durch den Pharynx zieht und in die reichlich zäher Schleim sezerniert wird. Der Flimmerstrom befördert diesen Schleim vorbei an den Kiemenspalten jederseits aufwärts zur seitlichen Pharynxwand, wo er die eingefangenen Nahrungspartikelchen aufnimmt und sich schließlich in der dorsalen (epibranchialen) Rinne ansammelt. Von hier aus transportieren die Flimmerhaare den Schleim und die davon umhüllten Nahrungsteilchen auf einer kontinuierlichen „Schleimstraße“ zum Darmkanal; *Amphioxus* füttert sich somit gewissermaßen selbst durch eine Art Förderbandsystem.

Die großen Blutgefäße von *Amphioxus* sind entsprechend dem Wirbeltierbauplan angelegt (Abb. 326, S. 408). Das Blut fließt ventral nach vorn, steigt durch die Kiemenbogengefäße auf und strömt auf der Dorsalseite zurück. Rote oder weiße Blutkörperchen oder Blutfarbstoffe sind allerdings nicht vorhanden, und auch ein Herz als einzige, zentrale Pumpstation fehlt. Die Fortbewegung des Blutes erfolgt durch eine wellenförmige Kontraktion einiger großer Gefäße zusammen mit der Kontraktion zahlreicher, winziger, kontraktiler Anschwellungen (Bulbilli), die in der Kiemenregion in die Verlaufsstrecke der Arterien eingebaut sind. Die Gonaden unterscheiden sich von denen der Vertebraten – und auch aller übrigen Chordaten – durch ihre große Zahl (etwa 26 Paare) und ihre segmentale Anordnung. Noch deutlicher ist die Abweichung vom Wirbeltierbauplan bei den Exkretionsorganen. Die Wirbeltierniere ist von ganz besonderer Art, aus bestimmten Filtereinheiten für die Wasserausscheidung zusammengesetzt, deren Feinbau später beschrieben werden soll. Die Exkretionsorgane von *Amphioxus* sind dagegen ganz anders gebaut. Es handelt sich um *Protonephridien*, die – wie bei den Evertebraten ganz allgemein – segmental angeordnet sind und bis zu einem gewissen Grade den für viele Anneliden typischen Protonephridien ähneln.

Wo ist nun *Amphioxus* im Hinblick auf die Vertebraten einzuordnen? Einige wenige Theoretiker, für deren Vorstellungen von der Evolution der Wirbeltiere die Existenz von *Amphioxus* unbequem ist, verneinen eine allzu enge Verwandtschaft. Aber jene Merkmale, in denen *Amphioxus* den Wirbeltieren ähnelt, sind so zahlreich und grundlegend, daß dieser Standpunkt unhaltbar ist. In starkem Gegensatz dazu steht die Ansicht, daß *Amphioxus* ein „degenerierter Vertebrate“ sei. Die Larven der Petromyzonten leben, wie wir noch sehen werden, völlig abweichend von der Lebensweise im adulten Zustand als sesshafte Nahrungsstrudler und sind *Branchiostoma* in verschiedener Hinsicht vergleichbar. Ist *Amphioxus* nun ein Neunauge, das gewissermaßen nie erwachsen wird und die vereinfachten Larvalstrukturen auch im erwachsenen Zustand beibehält? Wahrscheinlich sind die als *Neotenie* und *Paedogenese*⁴ bekannten Phänomene für den Evolutionsablauf nicht ohne Bedeutung. Aber das Lanzettfischchen zeigt viele Merkmale, die nicht lediglich primitiv, sondern von jenen verschiedenen sind, die wir bei den Vorfahren der Neunaugenlarven erwarten. Sie sind zu zahlreich, um *Amphioxus* als degenerierten Verwandten gelten zu lassen. Als Arbeitshypothese wollen wir, in Übereinstimmung mit der Mehrzahl der Autoren, die sich mit dieser Frage beschäftigen, *Amphioxus* als in gewissem Maß spezialisierte

⁴ Unter Paedogenese verstehen wir das Auftreten geschlechtsreifer Larven. Neotene Tiere vereinigen Merkmale der adulten Form mit solchen, die nur im Larvalzustand vorhanden sind. Sie können Geschlechtsreife erreichen.

Reliktform aus der Ahnenreihe der Wirbeltiere deuten. Hierbei dürfen wir nicht vergessen, daß *Amphioxus* nicht nur primitiver gebaut ist als irgendein Wirbeltier, sondern daß seine Lebensweise auch wesentlich verschieden und viel primitiver ist als die der Vertebraten. Im allgemeinen suchen die Wirbeltiere ihre Nahrung aktiv und aggressiv auf, fressen mit Hilfe der durch Muskeln bewegten Kiefer oder entsprechenden Bildungen und verwenden ihre mit gut entwickelter Muskulatur ausgestatteten Kiemen im typischen Fall ausschließlich als Atmungsorgan. Die Branchiostomidae sind dagegen, obgleich die Tiere schwimmen können, im wesentlichen sesshaft und – wie bereits erwähnt – Nahrungsstrudler, die Cilien statt Muskeln zum Einsammeln der Nahrung benutzen und die Kiemen für die Nahrungsaufnahme statt für die Atmung verwenden.

Tunicaten

Bei der Suche nach anderen niederen Verwandten der Wirbeltiere werden wir unsere Aufmerksamkeit tunlichst auf weitere Nahrungsstrudler richten, die – wenn auch noch einfacher strukturiert als *Amphioxus* – wenigstens einige der grundsätzlichen Charakteristika der Chordata zeigen: Kiemenspalten, Chorda dorsalis oder Neuralrohr.

Hierzu gehören die Urochordata: *Tunicaten* (oder *Manteltiere*) und ihre Verwandten (Abb. 6–8). Es sind dies ziemlich verbreitete, weitgehend inaktive, kleine Meerestiere. Abgesehen von einigen wenigen aberranten Formen sucht das erwachsene Tier seine Nahrung nicht selbst auf, sondern ist ein hochentwickelter Strudler, der die Nahrungspartikelchen mit Hilfe von Flimmerhaaren einstrudelt. Tunicaten schwimmen frei im Wasser, einzeln oder in Gruppen, und sind oft von winziger, faßförmiger Gestalt. Andere sind am Boden angeheftet, treten als Einzelindividuen oder sich verzweigende Kolonien auf (Abb. 8 C–E). Am einfachsten gebaut sind die solitären Tunicaten (Abb. 6 B). Im erwachsenen Zustand bildet ein solches Tier einen ziemlich formlosen Klumpen, der unter der Wasseroberfläche an einem Felsen oder anderem geeignetem Untergrund festgewachsen ist und von einem lederartig aussehenden „Mantel“ überzogen wird. Die einzigen äußerlich sichtbaren Baumerkmale sind eine Öffnung an der Spitze, in die Wasser einströmt, und eine seitliche Öffnung, aus der das Wasser wieder ausströmt. Die äußere Form eines solchen Organismus zeigt keine Ähnlichkeit mit den Vertebraten, und auch der innere Bau ist dem Wirbeltierzoologen gleichermaßen fremd. Die Chorda dorsalis fehlt ebenso wie ein Neuralrohr. An seiner Stelle finden wir ein einfaches Rumpfganglion, von dem wenige Nerven ausgehen.

Den größten Teil des Körperinneren nimmt ein tonnenförmiges Gebilde ein, der Kiemenkorb, der als Nahrungsfilter dient. Das durch die Tätigkeit der Cilien eingestrudelte Wasser strömt durch die Schlitz in der Seitenwand des Korbes in eine umgebende Kammer, das *Atrium*, das zu der seitlichen Ausströmungsöffnung, *Atrio-porus*, führt. Der Kiemenkorb stellt, wie die nähere Untersuchung ergibt, eine Ansammlung zahlreicher innerer Kiemen dar, entspricht also dem Kiemendarm (Pharynx) des Tieres. Ähnlich wie bei *Amphioxus* ist ein Endostyl ausgebildet. Nach (caudal von) dem weitlumigen Kiemendarm verengert sich der Verdauungskanal zum Oesophagus, bildet Magen und Darm – alle von bescheidener Größe.

Der pharyngeale Kiemensapparat der Tunicaten zeigt uns in einer hohen Entwicklungsstufe eines der Grundmerkmale, nach denen wir bei einem Wirbeltierverwandten suchen. Bezüglich anderer Charakteristika der Chordaten müssen wir uns den Entwicklungsstadien zuwenden. Bei vielen Tunicaten erfolgt die Fortpflanzung hauptsächlich durch Knospung. Bei einigen existiert jedoch eine besondere Larvenform (Abb. 6 A; 7), die einer Kaulquappe recht ähnlich sieht (in einer kleinen Gruppe der

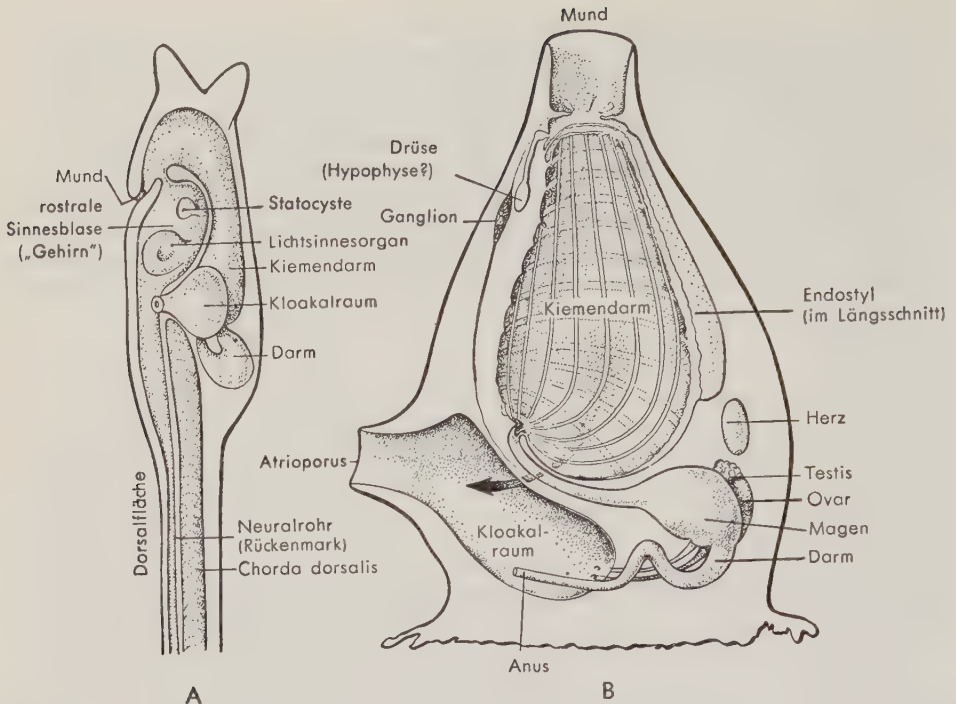


Abb. 6. Solitäre Ascidie (Tunicata). A Schnitt durch das vordere Körperende (oben) und den angrenzenden Abschnitt des Schwanzes einer freischwimmenden Tunicatenlarve. Das primitive Ohrbläschen (Statocyste) enthält einen Statolithen; B sessile adulte Form, entstanden durch eine Weiterentwicklung der larvalen Strukturen im Bereich des vorderen Körperendes; der Schwanz wurde rückgebildet und resorbiert. Die ursprüngliche Dorsalseite liegt in der Abb. links. Der ausgedehnte Kiemendarm (Kiemenkorb) steht dorsal und ventral (in der Abb. links und rechts) mit der Körperwand in Verbindung. Seitlich vom Kiemenkorb dehnt sich jederseits das Atrium aus, das dem Peribranchialraum von *Branchiostoma* entspricht. Das Wasser, das durch die Maschenräume des Kiemenkorbess in das Atrium einströmt, tritt – wie der Pfeil andeutet – durch die Ausströmungsöffnung (Atrioporus) aus. (Nach DELAGE und HÉROUARD)

Tunicaten persistiert die Larvenform und wird geschlechtsreif: Appendicularien). Der „Kopf“ der Larve entspricht (bei den Ascidien) dem ganzen Körper des adulten Tieres. Der Schwanz dient als Fortbewegungs(Schwimm-)organ der jungen Tunicate und wird bei der Suche nach einer Wohnstätte benutzt. Wenn sich das Tier festsetzt und zu seinem sesshaften adulten Lebensabschnitt „ansiedelt“, wird der Schwanz rückgebildet und in den Körper aufgenommen. In diesem Schwanz werden jedoch die Hauptbeweise für die Wirbeltierverwandtschaft der Tunicaten gefunden. Im Larvenschwanz findet sich (worauf schon der Name dieser Tiergruppe hinweist: Urochordata) eine gut ausgebildete Chorda dorsalis und darüber ein typisches, hohles Neuralrohr. Diese Organe sind jedoch weniger weit entwickelt als bei Amphioxus. Wir erkennen keine segmentale Gliederung der Schwanzmuskulatur (für die Schwimmbewegungen) und der sie versorgenden Nerven. Am Vorderende des Körpers liegen ein rudimentäres Gehirn und Sinnesorgane (rostrale Sinnesblase). Bei der Metamorphose verschwinden die Chorda und das larvale Nervensystem (das von der adulten Form nicht mehr benötigt wird).

Die Tunicaten gehören somit eindeutig zu den Chordaten und sind mit Sicherheit den Wirbeltieren verwandt. Wie passen sie in unsere Vorstellung vom Evolutionsab-

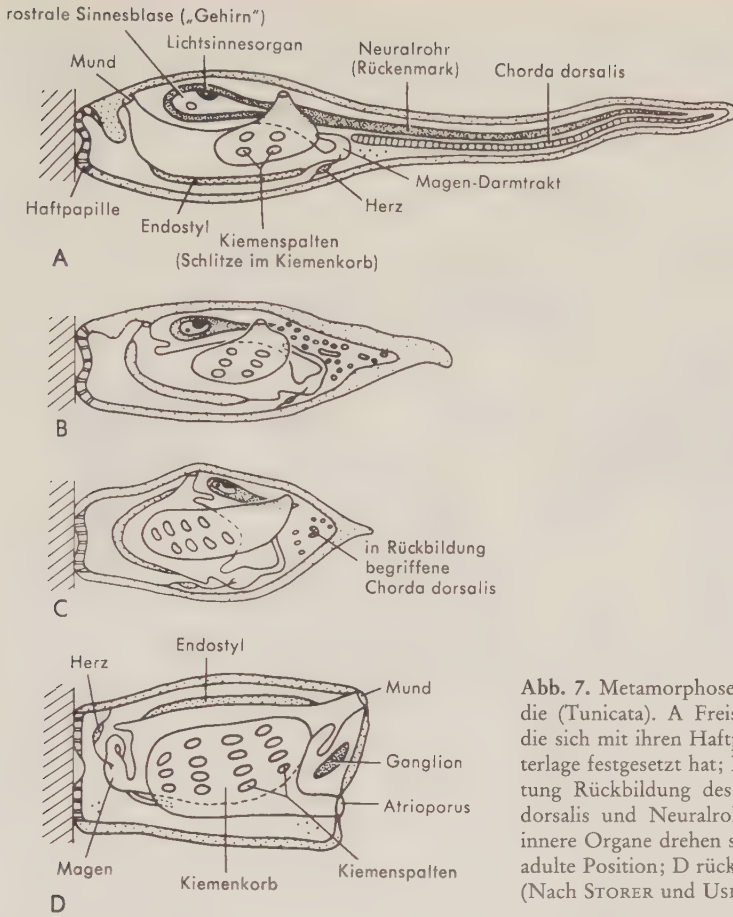


Abb. 7. Metamorphose einer solitären Ascidie (Tunicata). A Freischwimmende Larve, die sich mit ihren Haftpapillen an einer Unterlage festgesetzt hat; B und C nach Anheftung Rückbildung des Schwanzes, Chorda dorsalis und Neuralrohr werden abgebaut, innere Organe drehen sich allmählich in ihre adulte Position; D rückgebildete Adultform. (Nach STORER und USINGER)

lauf hinein? Wer sich die Vertebratenahnen von den frühesten Zeiten an als aktiv schwimmende Tiere vorstellt, muß die Tunicaten als degenerierten Seitenzweig der Vorfahrenreihe der Wirbeltiere ansehen und annehmen, daß die gemeinsamen Stammformen der Vertebraten und der Tunicaten frei schwimmende Tiere waren, ähnlich den Tunicatenlarven. Er wird vermuten, daß von einer solchen Basis aus einerseits die Wirbeltiere durch eine vorteilbringende Weiterführung ihrer aktiven Lebensweise „aufstiegen“, während andererseits die Tunicaten allmählich „degenerierten“ und die Mehrzahl ihrer progressiven Baumerkmale verloren, mit Ausnahme des Kiemenkorbs als Nahrungsfilter. Sie wurden in der Tat zu einem geeigneten Beispiel für eine auf der Entwicklungslehre basierenden „Strafpredigt“ über die Folgen einer trägen Lebensweise. Neben dieser Hypothese muß jedoch auch eine andere, gegensätzliche Deutung der Stellung der Tunicaten diskutiert werden. Man könnte sich vorstellen, daß die Chordaten-Vorfahren der Wirbeltiere bereits sessile Nahrungsstrudler waren, ähnlich etwa den adulten Tunicaten. Der Schwanz wäre dann zuerst bei den Larven als eine adaptive Bildung entwickelt worden, der ihnen die Suche nach einem geeigneten Platz erleichterte, um sich „niederzulassen“. Nach dieser These wäre die Entwicklung der höheren Formen dadurch möglich geworden, daß der Schwanz der Larven erhalten blieb und die frei schwimmende Lebensweise auch im Alter beibehalten wurde, während ein sesshaftes adultes Stadium ausfiel. Wir könnten dieses Geschehen durch-

aus als Beispiel einer Paedogenese (Fortpflanzung juveniler Individuen) deuten. Nachdem bei ihren Nachfahren das „alte“ Adultstadium nicht mehr zur Fortpflanzung kam, begann eine neue, progressive Evolutionslinie, die zu den Wirbeltieren führte.

Eichelwürmer

Die dritte Gruppe der sicheren Verwandten der Wirbeltiere bilden die Hemichordata. Bei ihnen sind die für die Chordaten charakteristischen Merkmale wenig entwickelt, und einige Autoren möchten für sie einen eigenen, von den Chordaten getrennten Stamm errichten, der diesen allerdings nahesteht.

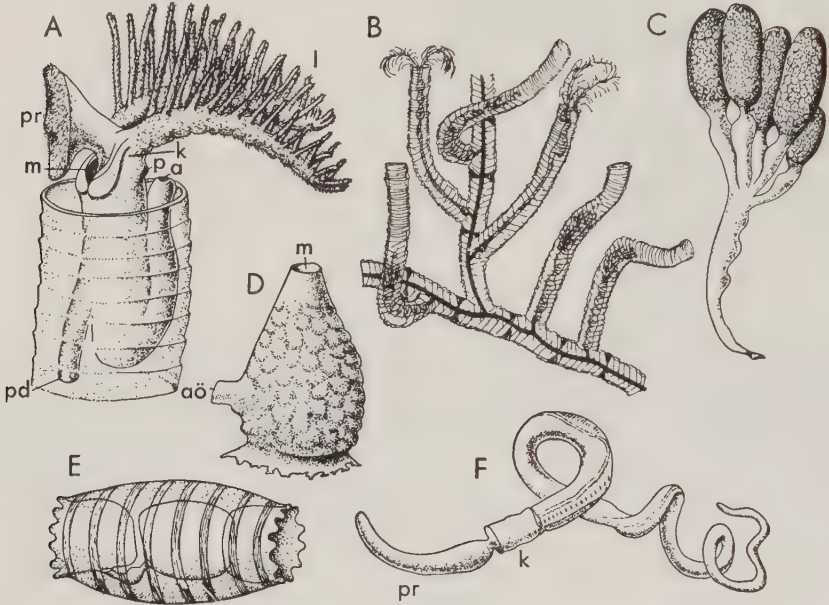


Abb. 8. Tunicaten und Hemichordaten. A Isoliertes Individuum der Gattung *Rhabdopleura* aus der Klasse der Pterobranchia, der sich aus der ihn umschließenden Wohnröhre vorstülpt; B Teil einer Kolonie dieser Form; C koloniebildende sessile Tunicaten. Jedes polygonale Areal ist ein selbständiges Individuum der Kolonie; D Außenansicht einer solitären Ascidie (Tunicata) (vgl. Abb. 6 B); E freischwimmende Salpe (Tunicata). F Eichelwurm (*Balanoglossus*). Abk. a Anus; aö Ausströmungsöffnung, durch die Wasser und Ausscheidungsprodukte des Körpers abgegeben werden; k Kragen; 1 Lophophore; m Mund; p Pore = Coelomöffnung; pd Pedunculus (Stiel), mit dem das Einzelindividuum an der Kolonie festsetzt; pr Proboscis. (Hauptsächlich nach DELAGE und HÉROUARD)

Die am besten bekannten Hemichordata sind die Eichelwürmer, wie z. B. *Balanoglossus* (Abb. 8; 9). Sie bilden die Klasse der Enteropneusta und werden nicht selten in der Gezeitenzone gefunden. Angesichts des langen, schlanken Körpers möchte man die Eichelwürmer für aktive Tiere halten, wie es für Wirbeltieraffen erwünscht wäre. Dies ist jedoch nicht der Fall. Es sind im wesentlichen sessile, in den Schlamm des Meeresbodens eingegrabene Nahrungsstrudler, die in ihrer allgemeinen Lebensweise den adulten Tunicaten ähneln. Ihr Körper ist wurmförmig gestaltet. Aber hier endet schon die Ähnlichkeit mit den Würmern, denn der Körperbau der Enteropneusten ist durchaus nicht dem der gewöhnlichen Ringelwürmer vergleichbar.

Selbst äußerlich sind sie von den Ringelwürmern verschieden. Der Körper endet vorn in einer zähen, aber biegsamen Eichel, *Proboscis*, von unterschiedlicher Länge, die als Grabinstrument dient. Hinter der Eichel folgt ein deutlich abgesetzter, verdickter Abschnitt des Körpers, der Kragen. Der Name „Eichelwurm“ leitet sich aus der Ähnlichkeit her, die bei einigen Formen *Proboscis* und Kragen mit einer Eichel und ihrer Kapsel haben.

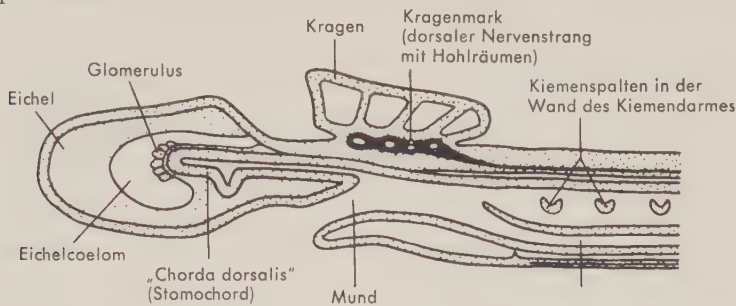


Abb. 9. Längsschnitt durch den Kopf eines Eichelwurms, *Saccoglossus*. (Nach STORER und USINGER)

Der Eichelwurm zeigt bei den meisten Merkmalen keine besondere Ähnlichkeit mit Vertebraten oder anderen Chordaten. Für einen kurzen Zeitabschnitt ist im Kragen ein dorsales Neuralrohr vorhanden, das mehr oder weniger hohl ist. Aber es ist dem Rückenmark der Wirbeltiere nicht wirklich ähnlich, und über den restlichen Körperbereich sind Nervenzellen und -fasern ziemlich diffus in der Haut verteilt, wenngleich dorsal und ventral je ein solider Längsnervenstrang ausgebildet ist. Eine eigentliche *Chorda dorsalis* fehlt, obwohl eine dickwandige, taschenartige Ausstülpung des Darmrohres (*Stomochord*) an der Basis der Eichel mit einer unvollkommen entwickelten *Chorda* verglichen wurde.

Wesentlich ist aber, daß – wie bei den Tunicaten – ein dem Vertebraten-Typus entsprechendes Kiemensystem in charakteristischer und hoch entwickelter Form vorhanden ist. Die Kiemen sind nicht so ausgeprägt wie bei den Tunicaten, doch liegt hinter dem Kragen ein ausgedehnter Kiemendarm (abgeteilt von dem zum Magen führenden Speiseweg), von dem aus sich an jeder Seite Kiemenspalten nach außen öffnen. Sie gleichen bis in die Einzelheiten ihres Aufbaus und ihrer Entwicklung jenen von *Amphioxus*. Die Wirbeltiere stammen sicher nicht von den Eichelwürmern ab; diese dürfen aber wohl als eine unseren frühen Chordaten-Vorfahren nicht allzu ferne Gruppe angesehen werden, eine Gruppe sesshafter Nahrungsstrudler, bei denen allerdings bis in das adulte Stadium ein gewisses Maß an Bewegungsmöglichkeit erhalten bleibt.

Die Eichelwürmer zeigen, zumindest durch den Besitz der Kiemenspalten, sichere Zeichen der Wirbeltierverwandtschaft. Bei einem zweiten Typus der Hemichordaten, den *Pterobranchia* (Abb. 8 A, B), ist kaum die Spur eines Wirbeltiermerkmals zu finden. Wäre es nicht sicher, daß sie den Enteropneusten nahestehen, so würde man kaum vermuten, daß sie zum Stamm der Chordaten gehören. Die *Pterobranchier* sind winzige, seltene Meerestiere, von denen nur wenige Gattungen bekannt sind. Sie bilden kleine, pflanzenähnliche Kolonien, deren Einzeltiere gleich kleinen Blüten an den Enden einer Reihe verzweigter Wohnröhren hervorspringen. Der kurze Körper ist in sich so abgebogen, daß er gewissermaßen doppelt erscheint und sich der Anus vorn hinter dem Kopf öffnet. Eine der *Proboscis* der Enteropneusten entsprechende Vorstülpung am vorderen Körperende jenseits des Mundes und eine nach hinten anschließende Kragenregion können als Beweise für die Verwandtschaft der *Pterobranchia* mit dieser Tiergruppe gewertet werden. Weitere Ähnlichkeiten mit den

Eichelwürmern – von den höher entwickelten Chordaten ganz zu schweigen – fehlen dagegen nahezu vollständig. Ein Nervensystem ist kaum entwickelt. Von einem mit einem Lumen versehenen Neuralrohr ist keine Spur vorhanden, von einer Chorda dorsalis fehlt auch die geringste Andeutung. Auch die Mechanismen der Nahrungsaufnahme sind von ganz anderer Art. Zwar ernähren sich auch diese pflanzenähnlichen Tiere – wie typischere niedere Chordaten – von Partikelchen, die durch die Flimmerhaare eingestrudelt werden. Aber der Kiemenapparat, der für das Nahrungsstrudeln bei Eichelwürmern, Tunicaten und Amphioxus so wichtig ist, fehlt fast völlig. Die Cephalodiscidae besitzen nur ein einziges Paar kleiner Kiemenöffnungen, die Rhabdopleuridae haben keine Kiemenspalten. Die Nahrungsaufnahme erfolgt vielmehr mit Hilfe großer, vom Kragen entspringender tentakelähnlicher Gebilde, der sogenannten *Lophophore*. Sie sind mit Cilienbändern besetzt, die Nahrungspartikelchen sammeln und sie der Mundöffnung zuführen. Selbst Eichelwürmer, die gut ausgebildete Kiemen und keine Lophophore besitzen, transportieren die Nahrungspartikelchen zumeist in einem Flimmerstrom auf Schleimstraßen zum Hinterende der Eichel und weiter in den Vorderdarm.

Die winzigen Pterobranchier sind den Chordaten so unähnlich, daß man sie als degenerierte Organismen ansehen möchte, die vielleicht in verhältnismäßig junger Zeit entstanden sind. Vermutlich handelt es sich jedoch um eine recht alte Gruppe. Den Paläontologen ist nämlich eine Vielzahl kleiner röhrenförmiger Gebilde, sogenannter *Graptolithen*, seit langem bekannt, die in großer Zahl lange vor dem ersten Auftreten der Vertebraten in den Meeren vorhanden waren. Von diesen Röhren wird behauptet, daß sie den Wohnröhren ähneln, die die rezenten Pterobranchier beschützen.

Mit den Pterobranchiern beschließen wir die Reihe der niederen Chordaten⁵. Was lehren uns diese Formen hinsichtlich des Ursprungs der Wirbeltiere? Wie wir gesehen haben, könnte man bei nur oberflächlicher Betrachtung durchaus erwarten, daß die Vorfahrenreihe der Wirbeltiere zu aktiven Formen von geringer Körpergröße zurückführt. Man könnte am Ausgangspunkt einer solchen Stammesreihe Evertebratengruppen vermuten, die den progressiven Arthropoden (z. B. Crustaceen oder Insekten) vergleichbar sind. Das Studium der niederen Chordaten vermag diese Annahme jedoch nicht zu stützen. Sie zeigen eine träge, sesshafte Lebensweise und statt aktiver Nahrungssuche ein passives Nahrungsstrudeln. Bevor wir allerdings versuchen, uns ein endgültiges Bild zu machen, wollen wir noch die verschiedenen Evertebratenstämme betrachten, um dort nach möglichen Chordatenverwandten zu suchen.

Phylogenie der Evertebraten

In jüngster Zeit haben sich die Evertebratenforscher über viele, aber keineswegs alle Probleme der Stammesgeschichte der Wirbellosen geeinigt (Abb. 10). Alle Formen oberhalb der Stufe der Protozoa und der Schwämme (Parazoa) werden den (eigentlichen) Metazoen (Eumetazoa) zugerechnet. Heftig diskutiert wurde die Frage, wie ein primitives Eumetazoon wohl ausgesehen haben mag. Einige Autoren vertreten die Ansicht, daß es sich um ein wurmähnliches, sehr einfach gebautes Tier gehandelt haben müßte. Die Mehrheit ist jedoch der Meinung, daß eine solche ancestrale Form sessil, festgewachsen und wahrscheinlich einigen rezenten Coelenteraten (Cnidaria) nicht unähnlich gewesen sei. Möglicherweise glich das „Urmetazoon“ in seiner

⁵ Möglicherweise sind mit den Chordaten einige winzige, fadenförmige, im Querschnitt drehrunde Tiefseeformen, die Pogonophora, verwandt; aber wir wissen noch so wenig über diese augenscheinlich rückgebildeten Tiere, denen ein Darmrohr fehlt und deren Nahrungsaufnahme vermutlich über die Epidermis des Tentakelapparates erfolgt. So dürfen wir sie – ohne großen Nachteil für unsere Überlegungen – in der Meerestiefe belassen.

Erscheinung den Seeanemonen oder kleinen Polypen. Die rezenten Coelenteraten zeichnen sich jedoch durch den Besitz von Nesselzellen aus, die sie zum Fang von relativ großen Beutetieren befähigen. Ein Coelenteraten-Ahne, dem solche Waffen noch fehlen und der seinen Lebensunterhalt von Nahrungsteilchen bestreiten muß, die ihm durch das Wasser zugeströmt werden, scheint für die Vorstellung eines wahrhaft primitiven Eumetazoon völlig ausreichend.

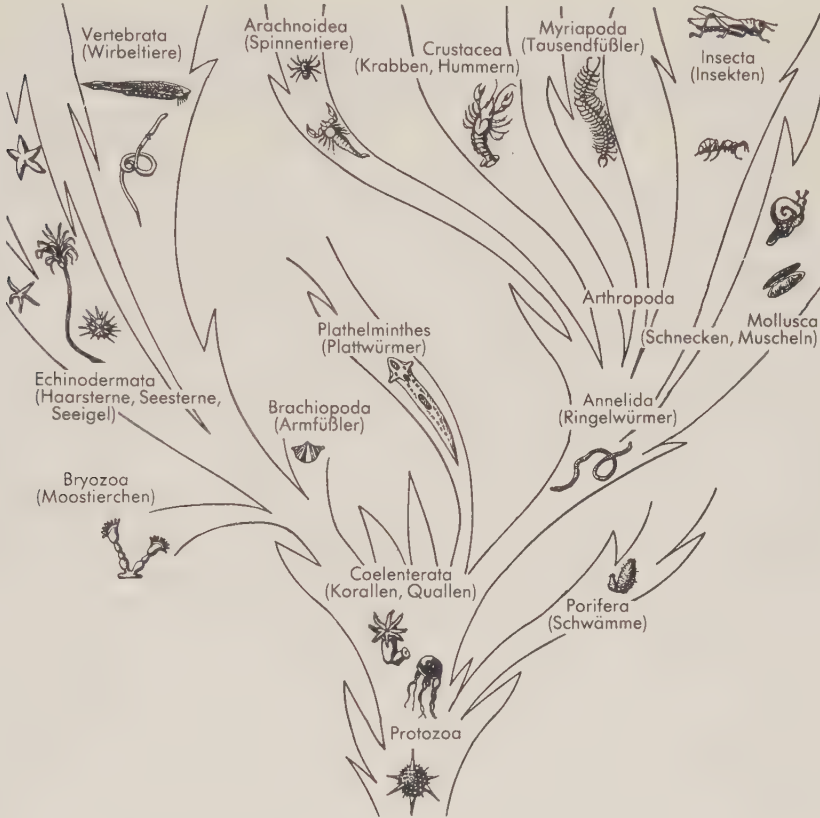


Abb. 10. Vereinfachter Stammbaum des Tierreichs. Darstellung der wahrscheinlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Vertebraten. (Nach ROMER)

Obwohl die Coelenteraten insofern spezialisiert sind, als sie die Nesselzellen entwickelten, dürften sie in einem Punkt eindeutig den ancestralen Zustand widerspiegeln: Es fehlt ihnen die mittlere Körperschicht, das Mesoderm. Die Coelenteraten besitzen, wie wahrscheinlich auch das „Urmotazoon“, einen einfach gestalteten Körper mit zweischichtiger Wand. Sie besteht aus dem die Körperoberfläche begrenzenden Ektoderm und der als Entoderm bezeichneten Auskleidung des Körperinneren, des Gastralraums. Zwischen beiden Schichten liegen zellfreie Stützlamellen, bei höheren Polypen Mesenchym. Oberhalb der Coelenteratenstufe besitzen die meisten Tiere eine dritte, intermediäre Schicht, das Mesoderm, von dem Muskulatur, Gefäßsystem und andere Organsysteme gebildet werden. Das Mesoderm wird – jedenfalls in seiner Gesamtheit – zum wichtigsten der drei Keimblätter. Ferner entwickelt sich bei vielen Evertebraten innerhalb des Mesoderms ein Coelom.

Die Mesodermbildung vollzieht sich auf zweierlei Weise, wobei der eine Bildungsmodus dem anderen weitgehend entgegengesetzt abläuft. Bei dem besonders für die Echinodermata (Seesterne, Seeigel, Seelilien u. a.) charakteristischen Modus entsteht das Mesoderm in Form von Taschen, die von der Darmwand auswachsen. Diese Taschen (Coelomsäcke) bleiben auch bei der adulten Form als geschlossene (sekundäre) Körperhöhlen erhalten = Coelom. Der zweite Typus der Mesodermbildung geht von soliden Zellmassen aus, die von einem Bezirk nahe dem hinteren Körperende aussprossen, und das Coelom – soweit vorhanden – entsteht durch Spaltbildung im Mesodermstreifen. Dieser zweite Bildungsmodus findet sich bei Anneliden und Mollusken und wohl ebenso bei der großen Gruppe der Arthropoden (Gliederfüßler), obwohl ihre Entwicklung weitgehend modifiziert ist. Gewisse andere Formen, wie z. B. die Plattwürmer, scheinen aus der Wurzel des Hauptstammes hervorgegangen. Wir gelangen somit zu der Vorstellung, daß sich, oberhalb der Stufe der Coelenteraten, die Evertebraten in zwei große Zweige Y-förmig aufgliedern. An dem Ende des einen Zweiges stehen die Echinodermen, und am anderen Ende ist das große Heer der bekannten höheren Evertebraten büschelförmig angeordnet. Einige weniger bekannte sessile, marine Formen, wie Brachiopoden (Armfüßler) und Bryozoen (Moostierchen), lassen sich weder dem einen noch dem anderen Zweig zuordnen. Vielleicht stehen sie den Echinodermen etwas näher.

Die beiden Stammlinien unterscheiden sich nicht nur hinsichtlich der Mesodermbildung, sondern auch im Hinblick auf die Furchung der befruchteten Eizelle, die Gastrulation und die Larvalentwicklung. Sowohl bei den Echinodermen als auch bei den wasserlebenden Anneliden und Mollusken führt die Entwicklung vom Ei zu einer kleinen, einfach gebauten Larve mit Bändern und Büscheln von Cilien, die in charakteristischen Mustern auf der Körperoberfläche angeordnet sind. Die Larven der Echinodermen unterscheiden sich in der Gruppierung der Wimperbänder und auch in anderen Merkmalen deutlich von den Larven der Anneliden und Mollusken.

Von welcher Stelle dieses Stammbaums haben sich nun die Chordaten (und damit auch die Vertebraten) abgezweigt? Die hierüber gebildeten Theorien sind zwar zahlreich, doch haben sie zu wenig positiven Ergebnissen geführt.

Eine Lösung dieses Problems würde sich anbieten, wenn wir einen direkten Ursprung der Chordaten aus den primitivsten Metazoen annehmen wollten. Hierbei sind insofern keine großen Schwierigkeiten zu überwinden, als Tiere auf dieser Entwicklungsstufe wenig Spezialisierungen aufweisen, die erst wieder aufgegeben werden mußten, bevor die Entwicklung in Richtung auf die Wirbeltiere beginnen konnte. Wer für die Ableitung der Wirbeltiere von den Coelenteraten eintritt, bringt jedoch keine Lösung des Problems; denn er ist einer entscheidenden Frage ausgewichen. Viele fortschrittliche Organisationsmerkmale lassen sich bei nahezu allen Evertebratenstämmen nachweisen, so die Entwicklung des Mesoderms, die Ausbildung sowohl von Mund und After am Verdauungstrakt usw. Es erscheint in höchstem Maße unwahrscheinlich, daß die Wirbeltiere alle diese progressiven Merkmale ganz unabhängig von den anderen Gruppen erworben haben sollen. Die Suche nach möglichen Verwandten – wenn auch nicht unmittelbaren Vorfahren – auf einer höheren Entwicklungsstufe scheint gerechtfertigt.

Anneliden als Vorfahren

Die Anneliden bieten vielleicht einen geeigneten Ausgangspunkt. Die Theorie, die den Ursprung der Vertebraten bei den Ringelwürmern sucht, wurde vor allem während der letzten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts lebhaft befürwortet. Der Regenwurm ist als Wirbeltierahne allerdings nicht allzu anziehend; daneben aber gibt es zahlreiche marine Anneliden von fortschrittlicherer und attraktiverer Art. Die Anneliden besit-

zen wie die Wirbeltiere eine Bilateralsymmetrie und sind in Verbindung damit – ähnlich den Vertebraten – aktive Tiere, ganz im Gegensatz zu den sessilen Formen, die wir in vielen Evertebratenstämmen finden. Sie sind außerdem segmental gegliedert, was zumindest bis zu einem gewissen Grad auch für die Wirbeltiere gilt. Ähnlich wie bei den Vertebraten besteht das Zentralnervensystem aus einer hirnähnlichen Verdickung im vorderen Körperende und einem Längsnervenstrang.

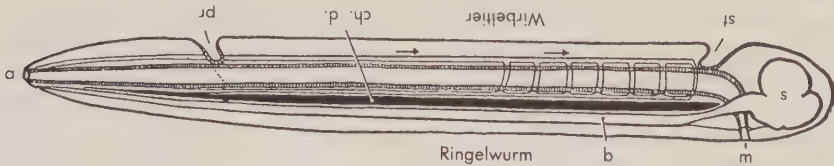


Abb. 11. Schematische Darstellung der vielfach diskutierten Umwandlung eines Ringelwurms (Annelida) in ein Wirbeltier. In normaler Lage stellt das Schema einen Ringelwurm dar, mit einem „Gehirn“ (Sinnesblase s) am Vorderende eines Nervenstrangs (Bauchmark b), der längs der ventralen Körperseite verläuft. Die Mundöffnung (m) liegt auf der Ventralseite des Tieres, der Anus (a) am Schwanzende. Der Blutstrom (durch Pfeile angedeutet) verläuft an der Dorsalseite des Körpers nach vorn, an der Ventralseite nach rückwärts. Drehen wir das Buch um 180°, so haben wir ein Wirbeltier vor uns, mit dorsalem Nervenrohr und umgekehrt gerichtetem Blutstrom. Doch müssen Mund (Stomodaeum st) und Anus (Proctodaeum pr) neu gebildet und die alten Öffnungen geschlossen werden. Der Wurm besitzt in Wirklichkeit keine Chorda dorsalis (ch. d.), wie im Schema angegeben. Die von manchen Autoren angenommene Umwandlung ist nicht so einfach, wie es auf den ersten Blick scheint. (Aus WILDER, *History of the Human Body*, mit freundlicher Erlaubnis des Verlages HENRY HOLT & Co.)

Soweit ist es gut. Aber darüber hinaus bricht der Vergleich zusammen. Selbst die Segmentierung ist ein schwaches Beweismittel; denn die Anneliden sind vollständig segmentiert, von der Haut bis zur Darmwand, während sich die Segmentierung bei den Wirbeltieren auf bestimmte Abschnitte der Mesodermderivate beschränkt. Die Anneliden besitzen zwar einen Längsnervenstrang; aber er ist solide, hat kein Lumen und liegt ventral statt dorsal. Gerade dieser letzte Punkt ist für die Verteidiger dieser Theorie besonders „lästig“. Sie haben die Schwierigkeiten durch die Annahme „gelöst“, daß ein Wirbeltier ein umgedrehter Wurm sei (Abb. 11). Dies ist schwer eingängig (selbst ein Wurm dürfte eine Empfindung dafür haben, was oben und unten ist) und schließt weitere Verwirrungen ein. Die Mundöffnung liegt beim Ringelwurm ebenso wie beim Wirbeltier auf der Unterseite des Kopfes. Eine Umkehrung der Ventral- und der Dorsalfäche setzt aber voraus, daß die alte Mundöffnung der Anneliden geschlossen und im Laufe der Geschichte durch eine neue ersetzt wird. Viele Versuche wurden unternommen, Spuren der theoretisch zu erwartenden alten Mundöffnung beim Wirbeltierembryo zu finden – sie wäre auf der Oberseite des Kopfes zu suchen und müßte abwärts und rückwärts zu dem auf der Ventralseite des Körpers gelegenen Darmrohr führen! –, aber sie brachten keine überzeugenden Ergebnisse.

Selbst wenn sich diese Schwierigkeiten der Orientierung beseitigen ließen, so treten weitere Hindernisse auf. Bei den Anneliden lassen sich weder eine Spur einer Chorda dorsalis noch Andeutungen innerer Kiemen nachweisen. Dies könnte vielleicht damit entschuldigt werden, daß diese Organe (wie wir gesehen haben) auch bei einigen der einfachsten Chordaten wenig entwickelt sind. Ein entscheidender Unterschied besteht aber in dem andersartigen Modus der Mesodermbildung; denn bei den Chordaten entsteht das Mesoderm nach dem Muster der Enterocoelbildung (Abgliederung von taschenförmigen Aussackungen der Darmwand). Es gibt somit kaum einen stichhaltigen Grund, der an eine Abstammung der Wirbeltiere von den Anneliden glauben läßt;

für einen solchen Entwicklungsgang bestehen so viele Schwierigkeiten, daß wir heute wenig Ursache haben, uns mit einer Annelidentheorie näher zu befassen.

Arachnoidea als Vorfahren

Die Arthropoden, welche die Crustaceen, Myriapoden, Arachnoiden und Insekten einschließen, stammen zweifelsohne von den Anneliden oder von diesen eng verwandten Vorfahren ab. Zu den Arthropoden gehören die fortschrittlichsten und erfolgreichsten aller wirbellosen Tiere, und es ist durchaus natürlich, daß ihnen als möglichen Wirbeltierahnen beträchtliche Aufmerksamkeit zuteil wurde. Unter den Arthropoden wurden die Arachnoiden als die wahrscheinlichsten Kandidaten für eine Wirbeltiervervandtschaft ausgewählt. Die Spinnen sind zwar die Arachnoiden mit der größten Verbreitung, aber die Skorpione weisen generalisiertere Typen auf. Noch primitiver sind aquatile Arachnoiden, einschließlich des Pfeilschwanzkrebsses (*Limulus*) und verwandter Formen von hohem geologischem Alter. Eine altertümliche, ausgestorbene Gruppe, die Eurypteridae, wurde von einigen Autoren in die Nähe der Ahnenreihe der Vertebraten gestellt.

Bei den Arachnoiden liegt jedoch ebenso wie bei den Anneliden der Nervenstrang auf der Ventralseite. Es ergibt sich somit das gleiche Problem, das uns schon bei den Anneliden entgegentrat: Ober- und Unterseite müssen, so scheint es, miteinander vertauscht, ein neuer Mund muß gegen die alte Mundöffnung ausgewechselt worden sein. Ebenso wie bei den Anneliden finden wir gegenüber den Vertebraten auffallende Unterschiede in der Segmentierung, und schließlich ist bei den Arachnoidea auch keine Spur einer Chorda dorsalis oder innerer Kiemen nachweisbar. Eine zusätzliche Schwierigkeit, die sich bei der Annahme ergibt, daß die Arachnoiden Ahnen der Wirbeltiere seien, bilden die zahlreichen, vielgliedrigen Extremitäten von Arthropodencharakter. Sie konnten unmöglich in Fischflossen umgebildet werden. Die Arthropodengliedmaßen mußten also verschwunden sein, ehe die Entwicklung der Körperanhänge der Vertebraten beginnen konnte. Die alten Eurypteridae waren mit einem Chitinpanzer bedeckt, der in einigen Fällen eine oberflächliche Ähnlichkeit mit dem Knochenpanzer gewisser archaischer Fische hat, wie sie in Abb. 18 (S. 49) dargestellt sind. Aber diese Ähnlichkeit ist bedeutungslos; denn sie ist seitengleich, während, da ja die Oberflächen vertauscht sind, die Unterseite der Arachnoiden der Oberseite der Wirbeltiere ähneln müßte. Kurz zusammengefaßt heißt dies: Damit aus einem Spinentier ein Wirbeltier werden kann, muß die angenommene Ahnform nahezu jedes charakteristische Merkmal, das sie einmal besaß, verloren haben, muß praktisch zu einer amorphen Gallerte rückgebildet sein, bevor sie als Wirbeltier wieder erstehen kann.

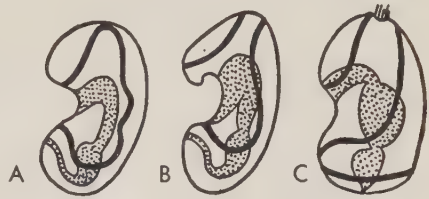
Eine geradezu ergötzliche Variante der Arachnoiden-Theorie beseitigt eine ganze Reihe der Schwierigkeiten, die sich aus der Notwendigkeit ergeben, daß die Arachnoiden eine Umwendung erfahren mußten, damit aus ihnen ein Wirbeltier hervorgehen konnte. Bei dieser Theorie gibt es keine Vertauschung der Oberflächen. Sie stellt fest, daß der Verdauungskanal der Arthropoden eine Reihe Erweiterungen und Unterteilungen aufweist, die einigermaßen der Gliederung von Gehirn und Rückenmark der Vertebraten ähnelt. Der eigentliche ventrale Nervenstrang der Arachnoiden, so besagt diese sonderbare Theorie, wandert nun aufwärts und umgibt den ursprünglichen Darmkanal, der nunmehr die Hohlräume des Nervensystems formt. Zur gleichen Zeit entwickelt sich ein völlig neuer Verdauungstrakt, indem sich ventral die Furchen zwischen den Gliedmaßen zu einem Rohr schließen. Diese Theorie löst zwar technisch das Problem, das sich aus dem Tausch von Dorsal- und Ventralseite des Tieres ergibt. Gleichzeitig wirft sie jedoch so viele neue Fragen auf, deren Lösung mindestens ebenso schwierig ist wie die der „gelösten“ Probleme. Es gibt keine angemessene

Erklärung für diesen Wechsel von einem Verdauungssystem zu einem anderen, und die Zwischenstadien sind – um nicht mehr zu sagen – zumindest außerordentlich schwer vorstellbar.

Verwandschaft mit den Echinodermen

So unwahrscheinlich es auch auf den ersten Blick erscheinen mag, so bieten doch die Echinodermata (Seesterne, Seeigel usw.) die besten Anhaltspunkte für den Ursprung der Chordaten. Trotz der auffälligen und ausgeprägten Gegensätze sprechen die Ergebnisse verschiedener Forschungsrichtungen dafür, daß die beiden Stämme nichtsdestoweniger miteinander verwandt sind. Die Mesodermbildung ist bei den meisten Wirbeltieren ein komplexer Vorgang, bei Amphioxus entstehen die Coelomsäcke jedoch ähnlich wie bei den Echinodermata als Aussackungen der Darmwand. Im Gegensatz zu Amphioxus, der eine Vielzahl von Körpersegmenten aufweist, besitzen die niederen Chordaten nur drei – und dies ist gleichermaßen bei den Echinodermen der Fall. Von besonderem Interesse ist auch, daß bei gewissen Hemichordaten mit Cilien besetzte Larven vom gleichen Typus wie bei den Echinodermen vorhanden sind (Abb. 12); die Ähnlichkeit ist in der Tat so groß, daß man die Hemichordaten-Larven als Larven der Seesterne ansah, bevor deren Lebensgeschichte bekannt war!

Abb. 12. Seitenansicht der Larve A einer Seegurke, B eines Seesterns, C eines Eichelwurms (alle Abb. stark vergrößert). Die schwarzen Linien bezeichnen die Anordnung der Wimperbänder. Der Verdauungstrakt (punktiert) scheint durch den durchsichtigen Körper hindurch. Ansicht von links; die Larven sind bilateralsymmetrisch. (Nach DELAGE und HÉROUARD)



Auch die Ergebnisse der Biochemie bestärken uns in dieser Vorstellung. Die Proteine des Blutsersums sind von Art zu Art sehr verschieden. Ganz allgemein gilt, daß zwei Arten um so enger miteinander verwandt sind, je ähnlicher die Zusammensetzung dieser Proteine ist. Aus der Untersuchung von Blutseren der Eichelwürmer und anderer niederer Chordaten ergeben sich deutliche Hinweise für eine Verwandtschaft mit den Echinodermen, aber nicht mit anderen Evertebraten. Auch die Muskelchemie bemüht sich, die beiden Gruppen zu verbinden. Im Muskelgewebe aller Tiere sind Phosphorverbindungen vorhanden, welche die Freisetzung von Energie für die Muskeltätigkeit beschleunigen. Bei den Wirbeltieren ist die Phosphorsäure an Kreatin gebunden; bei den meisten Wirbellosen ist an dessen Stelle eine andere Verbindung, die Aminosäure Arginin, vorhanden. Bei einigen Echinodermen sind jedoch sowohl Kreatin als auch Arginin nachweisbar. Arginin findet sich bei den Tunicaten und (ebenso wie Kreatin) bei einigen Hemichordaten. Auch diese Befunde sprechen für eine nähere Beziehung der beiden Tiergruppen.

Diese Argumente halten die meisten Untersucher für überzeugend, der Ursprung der Chordaten aus den Echinodermen kann als Lehrmeinung gelten. Allerdings besteht keine uneingeschränkte Zustimmung, und in jüngster Zeit haben einige Autoren gewichtige Beweise gegen eine Echinodermen-Verwandschaft vorgelegt. Möglicherweise müssen wir eines Tages unsere Ansicht ändern, beim gegenwärtigen Kenntnisstand geben wir jedoch noch der oben skizzierten Theorie den Vorzug.

Phylogenie der Chordaten

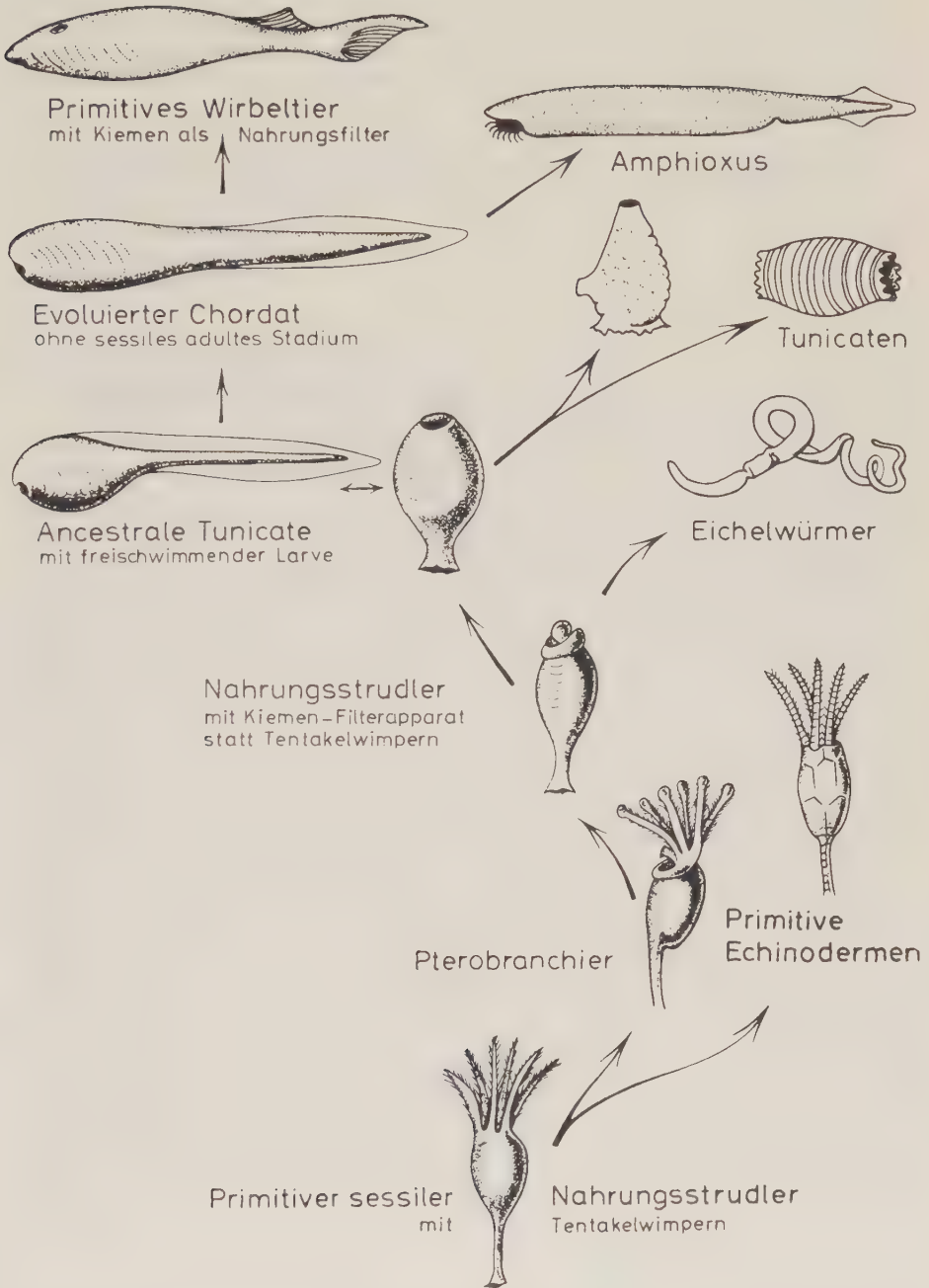
Welche Schlüsse können wir aus den zuvor beschriebenen Ähnlichkeiten ziehen, was bedeuten sie? Schließlich stammen die Wirbeltiere und ihre Chordaten-Verwandten nicht von den Echinodermen mit ihren spezialisierten Organen, ihren Skeletplatten und ihrer ausgeprägten (wenngleich sekundären) Radiärsymmetrie ab. Formen wie Seesterne oder Seeigel sind augenscheinlich weit von der Abstammungslinie entfernt, die zu den Vertebraten führt. Ein wesentlicher Punkt darf jedoch nicht übersehen werden. Die meisten Echinodermen sind freilebend und können sich bis zu einem gewissen Grad selbst fortbewegen. Die Fossilfunde deuten jedoch darauf hin, daß die ancestralen Echinodermen sessil waren, und eine Gruppe der rezenten Stachelhäuter, die Crinoidea (Seelilien oder Haarsterne), zeichnet sich großenteils durch eine sitzende Lebensweise aus. Die Haarsterne heften sich meist mit Hilfe eines Stieles am Meeresgrund an. Von dem kelchförmigen Abschnitt des Rumpfes entspringen gabelte oder mehrfach verzweigte Arme (Lophophore), die dünne, federartige Seitenzweige tragen. Längs der Arme verlaufen Wimperfurchen, die von Cilien flankiert werden. Die Cilien fangen die Nahrungspartikelchen, von denen sich die Haarsterne ernähren, aus dem Wasser heraus und befördern sie, in Schleimstränge eingeschlossen, zur Mundöffnung.

Diese Feststellungen, so dürfen wir annehmen, öffnen uns den Zugang zu unserem Problem. Die zuvor beschriebene Lebensweise entspricht ganz genau dem Verhalten der kleinen Pterobranchier, die – so haben wir zuvor festgestellt – fraglos mit den Wirbeltieren verwandt sind, obwohl der einfach gestaltete Körper und das Fehlen nahezu jeglicher bedeutsamer Merkmale der Vertebraten, ja sogar der Chordaten, dagegen zu sprechen scheinen.

Trotz der Gegensätze zwischen primitiven Echinodermen und Pterobranchiern lassen sich beide auf einen ursprünglichen gemeinsamen Vorfahren zurückführen. Sieht man von der kleinen Eichel ab, die sie den Enteropneusten näherrückt, so gleichen die Pterobranchier weitgehend dem Bild, das wir uns von diesen Vorfahren machen dürfen.

Alle Hinweise sprechen dafür, daß die Ahnformen der Chordaten als sessile Bodenbewohner Nahrungspartikelchen mit ausgestreckten Lophophoren sammelten und dem Mund zuführten. Auf dieser Basis läßt sich eine vernünftig erscheinende Theorie von der Evolution der Chordaten aufbauen (Abb. 13). Kleine Tiere mit den vorgenannten Charakteristika, die ihre Nahrung mit Hilfe von Lophophoren aufnehmen, sind heute nicht selten. Denken wir nur an die Brachiopoden (Armfüßler), deren Körper in eine zweiteilige Schale eingeschlossen ist, und an die winzigen Bryozoen, die Moostierchen. Diese Formen stehen in einem zumindest entfernten Verwandtschaftsverhältnis zu Echinodermen und Chordaten, und der Chordaten-Ahne stammte wohl sicherlich aus einer Gruppe solcher Lophophorenträger. Aus ihr mögen sich auch unter Ausbildung verschiedener Spezialorgane die Echinodermen

Abb. 13. Schematische Darstellung eines möglichen Evolutionsweges der Vertebraten. Es wird angenommen, daß sowohl die Echinodermen als auch die Pterobranchier aus primitiven, sessilen Formen hervorgingen, die von den kleinen Pterobranchiern nicht allzu verschieden waren. Die Eichelwürmer sind als Abkömmlinge von Nachkommen der Pterobranchier gedeutet, die einen Kiemenapparat ausgebildet hatten, sonst jedoch noch wenig weiter entwickelt waren. Die Tunicaten repräsentieren ein Evolutionsstadium, bei dem – in der adulten Lebensphase – der Kiemenapparat zu einem leistungsfähigen Nahrungsfilter ausgestaltet ist. Der wichtigste Evolutionsschritt besteht jedoch darin, daß bei einigen Tunicaten eine freischwimmende Larve mit progressiven Merkmalen, Chorda und Nervenrohr, entwickelt wurde. Bei der Evolution zu Amphioxus und zu den Wirbeltieren ist das ursprünglich sessile Adultstadium verlorengegangen. Der Fortschritt in der Entwicklung hatte seinen Ausgangspunkt somit bei den Larvenformen. (Aus ROMER, *The Vertebrate Story*)



entwickelt haben, und aus ihr dürften mit geringen Veränderungen – sehen wir von einer Verdickung der Kragenregion und der Bildung einer kleinen Proboscis ab – die Pterobranchier hervorgegangen sein.

Ein erster Schritt bei der Ausbildung echter Chordatenmerkmale war ein Wechsel in der Art des Nahrungserwerbs. An die Stelle der Lophophore als Nahrungssammler trat das Kiemenfilter. Selbst bei einer Familie der Pterobranchier (Cephalodiscidae) ist ein Paar Kiemenspalten entwickelt, die augenscheinlich das Einströmen des Nahrungsmaterials in den Verdauungstrakt unterstützen. Mit der Vergrößerung und Vervollkommenung des Kiemenfiltersystems wurden die Lophophore „aufgegeben“. Die Eichelwürmer, im wesentlichen noch ortsständige Formen, repräsentieren anscheinend auf diesem Evolutionsstadium einen Seitenzweig der Entwicklung.

Die konstruktive Verbesserung des von den Kiemen gebildeten Nahrungssiels führte vielleicht – auf einem höheren Entwicklungsniveau – zu den typischen Tunicaaten, bei denen das ganze (adulte) Tier nur wenig mehr zu sein scheint als ein zweckmäßig gestaltetes Nahrungsfilter. Als dieses Evolutionsstadium allmählich erreicht wurde, traten anscheinend neue Merkmale und Verhaltensweisen auf, durch die sich das ganze Bild der Evolution der höheren Chordaten in grundlegender Weise ändern sollte.

Der Embryo oder die Larve eines sessilen Organismus muß einen geeigneten Platz auf dem Meeresboden finden, wo sich das Tier für den adulten Lebensabschnitt niederlassen kann. Wie wird ein solcher Platz erreicht und ausgewählt? Einige Eichelwürmer besitzen bewimperte Larven (s. Abb. 12). Jedoch ist die Lokomotionsfähigkeit einer solchen Larve sehr begrenzt. Weitaus effektiver sind die Bewegungen einer kaulquappenähnlichen Larve, und eine solche Larvalform mag sich herausgebildet haben, ehe das Tunicaatenniveau erreicht wurde. Sie besaß einen muskulösen Schwanz und eine Chorda dorsalis als Achsenskelet, das den Organismus in Längsrichtung versteifte. Eine nervöse Zentralstelle, ein Nervenrohr, und periphere Nerven steuerten die Lokomotion. Sinnesorgane ermöglichten diesem auf eine andere, eine neue Weise schwimmenden Organismus gerichtete Bewegungen zu einem für die Anheftung und das adulte Leben geeigneten Ort.

Nachdem einmal eine solche neue Larvenform entstanden war, konnte die Evolution der Chordaten eine völlig neue Richtung einschlagen. Eine neuartige, eine aktive Lebensweise wurde möglich. Konservative Formen spezialisierten sich zu den Tunicaaten. Bei anderen Gruppen scheint jedoch eine paedogenetische Entwicklung in den Ablauf der Evolution einzugreifen. Die Tiere siedelten sich schließlich nicht mehr an einem festen Platz an. Der Lokomotionsapparat der Larven wurde während des ganzen Lebens beibehalten. Die Nahrungsaufnahme erfolgte allerdings auch weiterhin mit Hilfe eines Kiemenfilters. Diese Filtereinrichtung konnte immer zu den Stellen transportiert werden, an denen sich günstige Ernährungsmöglichkeiten boten. Das Lanzettfischchen, wenn es auch ein wenig abseits der direkten Abstammungslinie steht, ist ein Vertreter eines solchen fortschrittlichen Evolutionsstadiums, bei dem die Nahrungsaufnahme mittels Kiemenfilters beibehalten, das ursprüngliche sessile Adultstadium dagegen aufgegeben wurde. Die Chordaten blieben jedoch zum größten Teil nicht auf dieser Entwicklungsstufe stehen. Der Erwerb dieser neuen Lokomotionsfähigkeiten gab dem Evolutionsprozeß einen gewaltigen Anstoß und leitete zu dem Hauptabschnitt der Wirbeltierevolution über.

„Visceral“ und „somatisch“

In späteren Kapiteln werden wir häufig den Bezeichnungen „visceral“ und „somatisch“ begegnen. Wir sprechen von visceralen und somatischen Skeletelementen, visceraler und somatischer Muskulatur, visceralen und somatischen Nerven. Die

visceralen Bauteile stehen hauptsächlich zum Darmrohr und dessen Anhangsgebilden (speziell zum Kiemendarm) in Beziehung, die somatischen Elemente sind dem Außen„rohr“ des Körpers, der Leibeswand, zugeordnet (Abb. 2 B, S. 8). Man könnte annehmen, daß den beiden Termini lediglich eine topographische Bedeutung zukäme. Doch ist es in hohem Maße wahrscheinlich, daß die Unterscheidung von visceral und somatisch auf einer langen stammesgeschichtlichen Entwicklung beruht (Abb. 14).

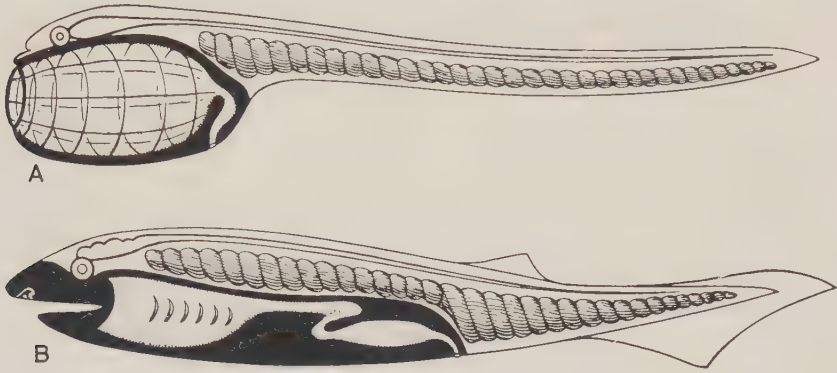


Abb. 14. Schematische Darstellung der Gegensätzlichkeiten von „visceraler“ und „somatischer“ Komponente des Chordatenkörpers. A Hypothetischer Chordat, im wesentlichen ähnlich einer Tunicatenlarve, die ihre somatische Komponente als Adulttier behalten hat; B echtes Wirbeltier. Der Bereich der visceralen Komponente ist schwarz umrandet. In A liegt der „somatische Organismus“ hinter dem „visceralen“ Tier, wie es für ancestrale Chordaten typisch ist. Nur die Sinnesorgane und der vordere Abschnitt des Nervenrohrs haben sich auf der Dorsalseite nach vorn vorgeschoben. In B überlappen sich viscerele und somatische Komponente in beträchtlichem Ausmaß. Die Integration der beiden Anteile ist vorangeschritten.

Ein solcher Vertreter der niederen Chordaten, z. B. eine solitäre Tunicate, besteht aus wenig mehr als aus dem Kiemendarm und dem anschließenden Darmrohr; dazu kommen einige notwendige Ergänzungen wie die Gonaden und ein sehr einfaches Nervensystem. Abgesehen davon, daß es natürlich an der Außenseite durch eine Haut oder einen Mantel eingehüllt wird, repräsentiert das ganze Tier im wesentlichen die viscerele Komponente eines Wirbeltiers. Der somatische Abschnitt besteht aus den neuen, den hinzugekommenen Anteilen der Lokomotionseinrichtung: der Schwimm-muskulatur, der Chorda dorsalis und – für gerichtete Bewegungen – einem weiter entwickelten Nervensystem und Sinnesorganen. Zunächst erscheinen diese somatischen Bauteile größtenteils dem „visceralen Tier“ hinten angefügt und im Larvenstadium ausgebildet. Mit fortschreitender Evolution der Wirbeltiere überlappen sich beide Komponenten in zunehmendem Maße und werden miteinander koordiniert. Aber selbst heute sind sowohl in der Ontogenese als auch am adulten Organismus die ursprünglichen Unterschiede noch angedeutet. In mancher Hinsicht kann man ein Wirbeltier als ein „Doppelwesen“ betrachten, das aus zwei getrennten Organismen, einem visceralen und einem somatischen „Tier“, besteht. Beide sind zu einer Einheit verschweißt, wobei jedoch Spuren der beiden „Einzelwesen“ erhalten bleiben. Die „Schweißnaht“ ist gewissermaßen unvollkommen, sie ist noch erkennbar.

3 „Wer ist Wer“ unter den Vertebraten

Das Studium der Organe und der Organsysteme, ihrer verschiedenen Formen und Funktionen – das ja das Hauptanliegen dieses Buches darstellt – vermittelt eine einseitige Vorstellung von den Wirbeltieren. Man sollte schließlich nicht nur die einzelnen Teile, sondern auch das ganze Tier kennen, seine Lebensweise und seine Stellung in der Natur. Das heutige Studium (der Zoologie) gibt ebensowenig ein abgerundetes Bild der Wirbeltiere, wie die Sektion einer Leiche und ein physiologischer Kurs eine vollständige Kenntnis von der Menschheit erbringen. Es ist zu hoffen, daß jeder Student einige Bücher über die „Naturgeschichte“ der Wirbeltiere liest und so eine Vorstellung von den lebenden Tieren gewinnt, deren Körperbau in diesem Buch behandelt wird. Wir wollen in diesem Kapitel lediglich eine kurze Übersicht über die Zusammensetzung der einzelnen Wirbeltiergruppen geben, um die später besprochenen Formen in einen stammesgeschichtlichen Rahmen zu stellen.

Geologische Übersicht

In der vergleichenden Anatomie vergleicht man häufig die Organe *rezenter* Angehöriger der verschiedenen Gruppen, als würde die eine Form von der anderen abstammen, als wären die Säugetiere aus den heute lebenden Reptilien hervorgegangen und diese wiederum aus den Amphibien und den Fischen. Augenscheinlich ist dies nicht der Fall. Eine Schildkröte ist ein Reptil und nicht Vorfahre der Säugetiere. Sie hatte genausoviel Zeit, sich aus der gemeinsamen primitiven Stammgruppe der Reptilien zu entwickeln wie die Säugetiere. Ein Frosch ist ein Amphib; aber er ist nicht die Amphibienform, aus der die progressiveren Landwirbeltiere hervorgegangen sind. Lediglich mit Hilfe der Paläontologie, durch das Studium der Fossilien, können wir hoffen, die wirklichen Vorfahren zu erkennen, aus denen die verschiedenen lebenden Wirbeltierarten entstanden.

Wenn wir die fossilen Formen besprechen wollen, müssen wir uns zunächst einmal etwas mit der geologischen Zeiteinteilung beschäftigen (s. Tafel 1). Die Erdgeschichte von mehreren Milliarden Jahren wird von den Geologen in einige wenige Hauptabschnitte, die *Zeitalter*, gegliedert. Diese werden in eine Reihe von *Perioden* unterteilt. Aus den früheren Erdzeitaltern haben wir kaum hinreichende Kenntnis über das Leben in irgendeiner Form. Die Auskunft, die uns die Fossilien erteilen, beschränkt sich fast ganz auf die letzten drei Erdzeitalter, umfaßt einen Zeitraum von etwas über einer halben Milliarde Jahre Erdgeschichte.

Der erste dieser drei Zeitabschnitte, das *Paläozoikum* oder Erdaltertum (Altzeit), erstreckt sich über ungefähr 340 Millionen Jahre und wird in fünf Perioden unterteilt. Unter den Versteinerungen aus den Meeren der ältesten Periode, dem Kambrium,

Tafel 1 Erdgeschichtliche Tabelle (für die Zeitabschnitte mit reichlicher Fossilführung)
 Die Zeitangaben für die Dauer der Perioden basieren auf der Zerfallsgeschwindigkeit radioaktiver Mineralien aus verschiedenen Ablagerungen

Zeitalter und Dauer	Periode	Geschätzte Zeit seit Beginn jeder Periode (in Mill. Jahren)	Abteilung (Epoche)	Tier- und Pflanzenwelt
Känozoikum (Zeitalter der Säugetiere, Dauer ungefähr 65 Mill. Jahre)	Quartär	2	Holozän (= Alluvium = Jetztzeit)	Heutige Arten und Unterarten; Dominanz des Menschen
			Pleistozän (= Diluvium = Eiszeit)	Heutige Arten der Mammalia oder ihre Vorfahren; Aussterben der großen Säugetiere; weitverbreitete Vergletscherung
			Pliozän	Auftreten der heutigen Gattungen der Säugetiere
	Tertiär	65	Miozän	Entstehung der heutigen Subfamilien der Mammalia; Ausbreitung der Grasebenen; Entfaltung weidender Säugetiere
			Oligozän	Ursprung der heutigen Familien der Säugetiere
			Eozän	Entstehung der heutigen Ordnungen und Unterordnungen der Mammalia
			Paleozän	Herrschaft archaischer Säuger
Mesozoikum (Zeitalter der Reptilien, Dauer ungefähr 165 Mill. Jahre)	Kreide	130	Obere Kreide	Vorherrschaft der Angiospermen; Aussterben der großen Reptilien (Dinosaurier)
			Untere Kreide	und der Ammoniten am Ende der Periode
	Jura	180	Malm Dogger Lias	Reptilien beherrschen Land, Meer und Luft; erste Vögel; archaische Säugetiere
	Trias	230	Keuper Muschelkalk Buntsandstein	Erste Dinosaurier, Schildkröten, Ichthyosaurier, Plesiosaurier, Säugetiere; Nachtsamer (Cycadeen und Koniferen) herrschen vor
	Perm	280	Zechstein Rotliegendes	Ausbreitung der Reptilien, welche die Amphibien als dominierende Gruppe verdrängen; ausgedehnte Vereisung auf dem Südkontinent
Paläozoikum (Dauer ungefähr 340 Mill. Jahre)	Karbon	350	Oberkarbon (Mississippian) Unterkarbon (Pennsylvanien)	Farne und Farnsamer, Steinkohlen-„wälder“; zahlreiche Haifischarten und Crinoidea; Ausbreitung der Amphibien; erste Reptilien
			Oberdevon Mitteldevon Unterdevon	Zeitalter der Fische; erste baumartige Gewächse und Amphibien
	Silur	450	Obersilur (= Gotlandium)	Vordringen der Pflanzen und der Arthropoden auf das Festland; archaische Fische
		500	Untersilur (= Ordovizium)	Erstes Auftreten der Wirbeltiere (Ostracodermata); Brachiopoden und Cephalopoden herrschen vor
	Kambrium	570	Oberkambrium Mittelkambrium Unterkambrium	Auftreten aller großen Evertebratenstämme und vieler Klassen; Vorherrschaft der Trilobiten und Brachiopoden; mannigfache Algen

finden sich in reicher Zahl Vertreter fast jeder großen Tiergruppe, mit Ausnahme der Vertebraten. Die ersten schwachen Spuren der Wirbeltiere wurden in den Ablagerungen der folgenden Epoche, des Ordoviziums, gefunden. In der anschließenden Epoche, dem Obersilur, ließ sich eine bescheidene Zahl archaischer Fische nachweisen. Im Devon sind die Fische in Süß- und Salzwasserablagerungen in einer großen Fülle vertreten – so zahlreich, daß man diese Periode manchmal das Zeitalter der Fische genannt hat. Aus den Festlandssedimenten des Devons konnten die Geologen erkennen, daß in dieser Formation der größte Teil des Landes von jahreszeitlichen Perioden der Trockenheit und Dürre heimgesucht wurde, wie dies heute in bestimmten Gebieten der Tropen der Fall ist. Zeiten mit überreichem Regenfall wechselten mit Perioden ab, in denen die Flüsse versiegten und die Teiche austrockneten. Diese Bedingungen scheinen von besonders großem Einfluß auf die Geschichte der Fische und die Entwicklung des terrestrischen Lebens gewesen zu sein.

Am Ende des Devons erschienen die ersten vierfüßigen Landwirbeltiere, die Amphibien, und primitive Formen dieser Gruppe sind in den Steinkohlen„wäldern“ bzw. -mooren verbreitet, die das Karbon charakterisieren, jene Periode, in der die wichtigsten Kohlenlager Europas und Nordamerikas gebildet wurden. Schon vor dem Ende dieser Formation hatten sich die ersten Reptilien entwickelt, und frühe Reptilien-Ordnungen waren verbreitete Landwirbeltiere im Perm, mit dem das Erdaltertum abschließt.

Das *Mesozoikum*, das Erdmittelalter, wird häufig als das Zeitalter der Reptilien bezeichnet; denn die Angehörigen dieser Klasse beherrschten in jenem Zeitalter das Festland, und viele heute ausgestorbenen Formen der Reptilien hatten sich das Meer und auch die Luft erobert. Auch die beiden höchsten Klassen der Wirbeltiere haben ihren Anfang im Mesozoikum. Die ältesten Säugetiere erschienen gegen Ende der Trias und die ältesten bekannten Vögel gegen Ende des Jura. Beide Gruppen treten jedoch bis zum Ende dieses Zeitalters nicht sonderlich in Erscheinung.

Das *Känozoikum*, die Erdneuzeit, ist das Zeitalter der Säugetiere. Gegen Ende des Erdmittelalters wurde das Riesenheer der Reptilien weitgehend reduziert, und es blieben von dieser Wirbeltierklasse nur die modernen, vervollkommenen Formen zurück. Moderne Vogeltypen erschienen früh im Känozoikum, und in kurzer Zeit entfalteten sich, als herausragendstes Geschehen, die Säugetiere zu den verschiedenen progressiven (fortentwickelten) Gruppen, die heute das Festland beherrschen.

Klassifikation der Wirbeltiere

Die Wirbeltiere bilden den bedeutsamen Unterstamm *Vertebrata* des Stammes der Chordaten (Klasseneinteilung der Wirbeltiere s. Anhang 1). Die Unterscheidungsmerkmale bestimmter Klassen sind jedem vertraut, der sich nur etwas in der Natur auskennt. Die Klasse *Mammalia* umfaßt die Säugetiere, die wohlbekannten warmblütigen, behaarten Tiere, denen letzten Endes auch der Mensch zugerechnet werden muß. Die Vögel (Klasse *Aves*) zeichnen sich durch Federn und Flügel und – gleich den Säugern – durch eine hohe, genau regulierte Körpertemperatur aus. Die Klasse *Reptilia*, der die progressiven Merkmale der Vögel und Säugetiere fehlen, stellt eine niedere Stufe des Lebens auf dem festen Lande dar. Als heute lebende Vertreter gehören ihr die Eidechsen, Schlangen, Schildkröten und Krokodile an. Eine vierte Gruppe bildet die Klasse *Amphibia*. Sie umfaßt Anuren (Frösche, Kröten), Urodelen (Molche, Salamander) und Gymnophionen (Blindwühlen). Von der letztgenannten Gruppe abgesehen, handelt es sich um zwar vierfüßige Tiere, die jedoch in mancherlei Hinsicht an die Fische erinnern.

Gewöhnlich faßt man die übrigen niederen Vertebraten unter dem Sammelbegriff

„Fische“ zusammen und schließt bisweilen diese Formen (oder die meisten davon) in eine einzige Wirbeltierklasse ein. Schließlich scheinen sie ja nach einem gemeinsamen Plan gebaut, sind Wasserbewohner mit Kiemen, die sich mit Hilfe von Flossen statt Gliedmaßen fortbewegen. Eine solche Einteilung verrät aber einen sehr persönlichen, gewissermaßen „menschlichen“ Standpunkt. Ein „gebildeter“ und darüber entrüsteter Kabeljau könnte darauf hinweisen, daß ein solches Vorgehen nicht sinnvoller ist,

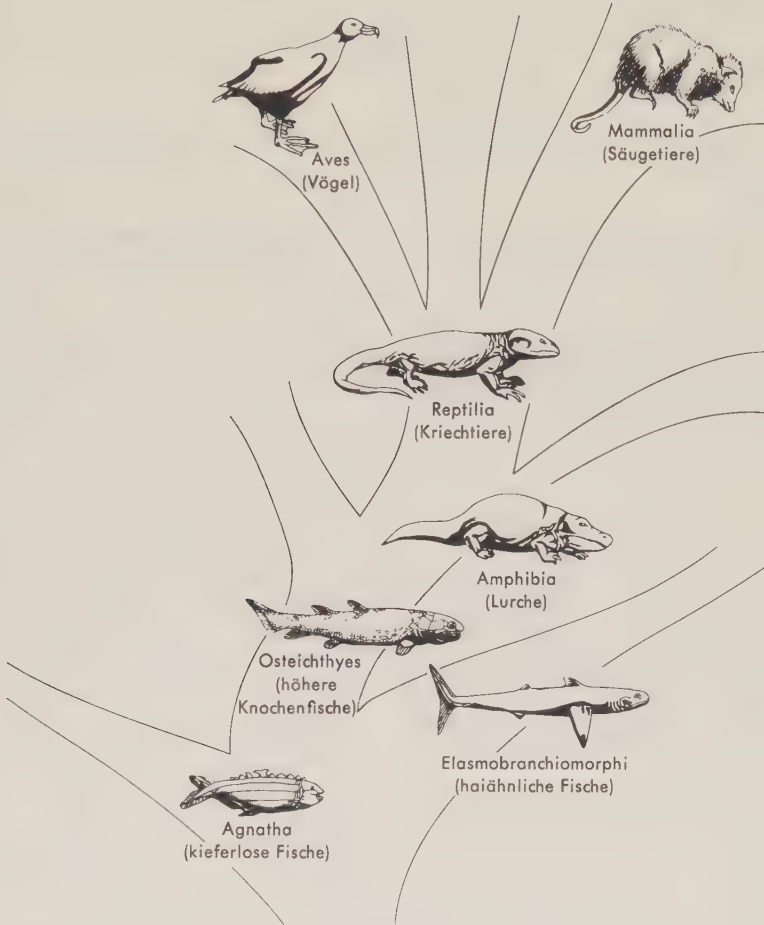


Abb. 15. Vereinfachter Stammbaum der Wirbeltierklassen. (Hauptsächlich nach ROMER)

als würde man alle Landwirbeltiere in eine einzige Klasse einreihen; denn unter diesem Blickpunkt sind die Frösche und der Mensch als Lungenatmer mit vier Extremitäten einander sehr ähnlich. Tatsächlich sind jedoch ein Kabeljau und ein Neunauge, als zwei einander extrem fernstehende Vertreter aus der Welt der Fische, so verschieden gebaut wie vergleichsweise Amphibien und Säugetiere. Am besten teilt man die Fische in drei Klassen der niederen Vertebraten ein: Klasse *Agnatha* = kieferlose Wirbeltiere, wie die lebenden Petromyzonten und ihre fossilen Verwandten; Klasse *Elasmobranchiomorphi* = gewisse ausgestorbene „gepanzerte“ Fische und die moderneren Knorpelfische, die Haie und ihre Verwandten; Klasse

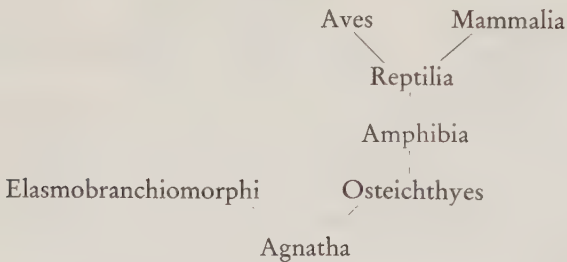
Osteichthyes = höhere Knochenfische, die heute den größten Anteil im Reich der Fische bilden.

Wenn wir die genannten sieben Klassen der Wirbeltiere weiter gruppieren wollen, so werden wir am besten die vier höheren Gruppen der Landwirbeltiere der Überklasse Tetrapoda (oder vierfüßigen Tiere) zuordnen und die Fische in der Überklasse Pisces zusammenfassen:

Überklasse Pisces	Klasse Agnatha, Klasse Elasmobranchiomorphi, Klasse Osteichthyes.
Überklasse Tetrapoda	Klasse Amphibia, Klasse Reptilia, Klasse Aves, Klasse Mammalia.

Dies ist nur eine der verschiedenen Möglichkeiten, die Klassen der Vertebraten einzuteilen. Einige Autoren, die besonderen Wert auf die Entwicklung der Kiefer legen, möchten den Agnatha alle übrigen Wirbeltiere als Gnathostomata, „Kiefermäuler“, gegenüberstellen. Die drei höchsten Klassen werden als Amniota zusammengefaßt, während die restlichen vier Klassen die Anamnia bilden. Diese Gliederung beruht darauf, daß die niederen Formen im allgemeinen einen ziemlich einfachen Fortpflanzungsmodus aufweisen und ihre Eier im Wasser ablegen, wo auch die Jungen heranwachsen. Reptilien, Vögel und ancestrale Säugetiere entwickeln dagegen Eier, die von einer Schale umhüllt sind, auf dem Lande abgelegt werden und eine komplizierte Entwicklung durchlaufen (die in einem späteren Kapitel beschrieben wird). Einige Reptilien und nahezu alle Säugetiere bringen lebendige Junge zur Welt. Die Embryonalentwicklung läuft jedoch in grundsätzlich gleichartiger Weise ab wie bei den eierlegenden Reptilien, denn der Entwicklungsmodus wurde in den Grundzügen beibehalten. Der Name „Amniota“ leitet sich vom Amnion her, einer der Eihüllen, die den wachsenden Embryo bei Säugetieren und Vögeln ebenso umgeben wie bei den Reptilien.

Eine Übersicht über die Klassifikation der Wirbeltiere findet sich am Schluß des Buches. In einer einfachsten Form läßt sich die Phylogenie der Vertebraten wie im nachfolgenden Schema oder in der Abb. 15 darstellen.



Kieferlose Wirbeltiere

Neunaugen und Schleimfische, zusammengefaßt als Cyclostomata (Rundmäuler) (Abb. 16; 17), sind die rezenten Vertreter einer niederen Vertebratengruppe, der Agnatha oder Kieferlosen. Am besten bekannt ist *Petromyzon marinus* (Meerneunaugen). Äußerlich gleicht das Neunauge dem Aal, ist aber in seinem Bau viel primitiver als dieser hochentwickelte Knochenfisch. Die Haut der Neunaugen ist schleimig und

schuppenlos, das Knorpelskelet der Tiere gering entwickelt, Knorpelgewebe fehlt völlig. Es findet sich keine Spur paariger Flossen, und vor allem fehlen die Kiefer vollständig. Dennoch lebt das adulte Neunauge räuberisch. Der runde Saugmund bildet eine Haftscheibe, mit der es sich an höheren Fischen ansaugt und mit Hilfe der kreisförmig angeordneten Hornzähne des Mundtrichters verankert. Der bewegliche Zungenstempel kann mit den Zungenzähnen die Beute „annagen“ und die abgerissenen Gewebstückchen und Blutflüssigkeit einsaugen. Die bewegliche, zahntragende Zunge ist als wirksame Saug- und Raspeleinrichtung ein vollwertiger Ersatz für die fehlenden Kiefer. Der Nasenschlauch öffnet sich mit einer einzigen Öffnung an der Oberseite des Kopfes. Mit ihm in Verbindung steht ein sackartig erweiterter Hypo-



Abb. 16. Die drei wichtigsten Typen der Cyclostomata. A *Bdellostoma*; B *Myxine* (A und B Schleimfische); C *Petromyzon* (Neunauge, Lampprete). (Aus DEAN)

physengang (s. S. 443). Die Kiemen bilden keine Spalten wie bei typischen Fischen, sondern kugelförmige Säckchen, die durch enge Röhren mit dem Kiemendarm (über den Ductus branchialis) und mit der Körperoberfläche in Verbindung stehen. Die Neunaugen unterscheiden sich von typischen Fischen auch in verschiedenen anderen, weniger auffälligen Organisationsmerkmalen, die in späteren Kapiteln besprochen werden und zum Teil als primitiv, zum Teil aber auch als hoch spezialisiert anzusehen sind.

Die Schleimfische⁶ sind rein marine Formen und weisen mancherlei Unterschiede in ihrem Körperbau auf. Die Differenzen sind in der Tat so groß, daß wir Neunauge und Schleimfische als zwei getrennte Ordnungen (*Petromyzontia* und *Myxinoidea*) einstufen und den Terminus „Cyclostomata“ nur verwenden, wenn wir beide Ordnungen gemeinsam ansprechen wollen. Bei den Schleimfischen ist eine Raspelzunge vorhanden, aber die Mundöffnung wird von Tentakeln (Barteln) umrahmt, ein Saugtrichter ist nicht ausgebildet. Sie sind keine aktiven Räuber, sondern bohren sich lieber in das Fleisch toter oder moribunder Fische. Die Nasenöffnung liegt an der Schnauzenspitze statt auf der Kopfoberseite, und die Kiemensäckchen öffnen sich bei einigen Schleimfischen nicht unmittelbar an der Oberfläche, sondern münden in einen Kanal, der jederseits mit einer einzigen Öffnung nach außen tritt. Ebenso bestehen im Skeletbau zwischen Schleimfischen und Neunaugen recht deutliche Unterschiede.

Die Myxinoidea legen ihre Eier im Meer ab, wo sich auch die Jungen entwickeln. Bei den marinen Neunaugen findet dagegen die Larvalentwicklung im Süßwasser statt. Jedes Frühjahr wandern die Neunaugen die Flüsse aufwärts, um zu laichen. Die

⁶ Der in der Literatur immer wieder erwähnte übermäßige Schleimüberzug der lebend beobachteten Tiere beruht vermutlich darauf, daß der Salzgehalt des Meerwassers (Oberflächenwasser) in den Aquarien zu gering war und eine exzessive Schleimproduktion auslöste.

sich entwickelnden Jungen verbringen mehrere Lebensjahre als kleine Larven (Ammocoetes) nahezu völlig eingegraben im Schlamm der Bäche und Flüsse. Sie sind keineswegs räuberisch, besitzen keine Raspelzunge, keinen Saugmund. Vielmehr sind sie Nahrungsstrudler, die sich die Nahrungspartikelchen, ähnlich wie *Branchiostoma*, aus dem Wasser filtern. Dieses wird durch Muskelkontraktionen (und nicht, wie bei *Amphioxus*, durch die Tätigkeit der Cilien) in die Mundhöhle gebracht, läuft durch den Kiemendarm, der eine dem Endostyl von *Branchiostoma* vergleichbare Bildung aufweist, und fließt durch die Kiemenspalten aus. Am Ende der Larvalperiode kommt

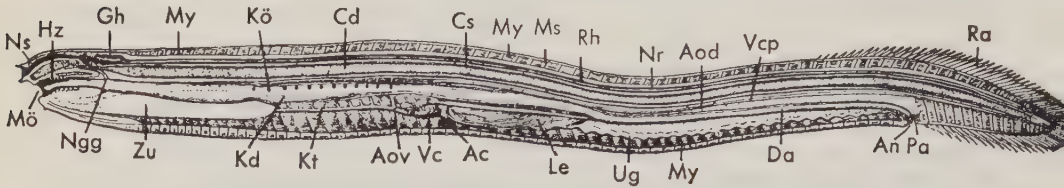


Abb. 17. Längsschnitt durch *Bdellostoma*. Abk.: Ac Atrium cordis; An Anus; Aod Aorta dorsalis; Aov Aorta ventralis; Cd Chorda dorsalis; Cs Chordascheide; Da Darm; Gh Gehirn; Hz Hornzähne am Vorderteil der „Zunge“ und am Gaumen; Kd Kiemendarm; Kö innere Kiemenspalten; Kt Kiementasche; Le Leber; Mö Mundöffnung; Ms Muskelseptum; My Myomer (Muskelsegment); Ngg Mündung des Nasengaumenganges; Nr Neuralrohr (Rückenmark); Ns Nasenschlauch; Pa Porus abdominalis; Ra Radien der Schwanzflosse; Rh Rückenmarkshülle; Ug Urogenitalorgane; Vc Ventriculus cordis; Vcp V. cardinalis post.; Zu ausstülpbare „Zunge“. (Aus DEAN)

es im Rahmen einer *Metamorphose* zu vielfältigen anatomischen Veränderungen, und das junge Neunauge, bei dem alle adulten Merkmale voll entwickelt sind, wandert ins Meer hinab. Es ist allerdings möglich, daß adulte Neunaugen im Süßwasser verbleiben – so ist das Meerneunauge erfolgreich in die großen amerikanischen Seen eingedrungen –, und bestimmte kleine Süßwasserformen der Neunaugen nehmen das räuberische Leben gar nicht auf, sondern vermehren sich und sterben in ihren heimatischen Gewässern.

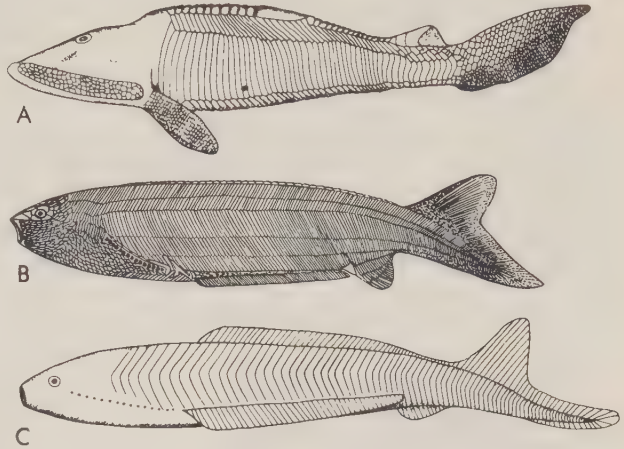
Im allgemeinen wird angenommen, daß das Fehlen der Kiefer und wahrscheinlich auch der paarigen Flossen ein primitives Merkmal der Cyclostomen sei. Für andere Baueigentümlichkeiten ist der primitive Charakter sehr zweifelhaft. Das Fehlen eines Knochenskeletes wird mit gutem Grund als Degenerationsmerkmal angesehen. Die Lebensweise als Räuber oder Abfallfresser war bei den ancestralen Wirbeltieren wohl kaum ausgebildet (gegenseitiger Kannibalismus ist, gelinde gesagt, nicht gerade vorteilhaft), und die Raspelzunge ist eine Besonderheit der Cyclostomen. Sie repräsentieren eine primitive Stufe der Wirbeltierentwicklung, sind indessen selbst nicht als ancestrale Vertebraten anzusehen.

Fossilfunde lassen erkennen, daß die ältesten und primitivsten Wirbeltiere, die aus den Ablagerungen des Ordoviziums und des Gotlandiums stammen und bis in das Devon überlebten, kleine, fischähnliche Lebewesen waren, die Ostracodermata (Abb. 18). Es handelt sich um mehrere Gruppen (Ordnungen), so daß der Terminus „Ostracodermata“ in Anhang 1 nicht als Taxon erscheint. Auf den ersten Blick besteht wenig Ähnlichkeit mit den Cyclostomen, doch geht aus einer Reihe während dieses Jahrhunderts durchgeführter Studien, insbesondere aus den Befunden des schwedischen Paläontologen E. A. STENSTÖ hervor, daß die Ostracodermen altertümliche Vertreter der Klasse der Agnatha sind. Zahlreiche Ostracodermen besaßen wie die Cyclostomen nur eine einzige Nasenöffnung, die auf der Oberseite des Kopfes lag. Vielen Ostracodermen fehlten (wie den Cyclostomen) paarige Körperanhänge, einige besaßen allerdings „Steuerhilfen“ in Form lappenartiger, hinter dem Kopf gelegener

Körperfortsätze, vergleichbar in etwa den Brustflossen, oder Faltenbildungen, die an jeder Seite des Rumpfes als „Stabilisatoren“ wirkten.

Der wesentliche Gegensatz zu den heutigen Cyclostomen liegt in der Ausbildung des Skelets. Alle Ostracodermen waren mit einem kräftigen Knochenpanzer bedeckt oder bildeten zumindest knöcherne Schuppen aus, bei einigen war in der Kopfregion auch ein knöchernes Endoskelet entwickelt. Früher wurde angenommen, daß die primitiven Wirbeltiere (ebenso wie die heute lebenden Cyclostomen und Haie) kein knöchernes, sondern nur ein Knorpelskelet besaßen. Dies mag zwar für die noch

Abb. 18. Fossile Ostracodermen. A *Hemicyclaspis* aus der Gruppe der Cephalaspiden (Ordnung Osteostraci); B *Pharyngolepis*; C *Jamoytius* (B und C gehören zur Ordnung Anaspida). Bei allen diesen Formen standen die Kiemen durch getrennte Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung. Eine unpaare mediane Nasenöffnung lag auf der Dorsalseite des Kopfes zwischen den Orbitae. (A und C nach MOY-THOMAS und MILES; B nach RITCHIE)



älteren ancestralen Chordaten und die unreifen Ostracodermen gelten. Aber die Prävalenz des Knochens bei den ältesten bekannten fossilen Vertebraten und die Zeichen einer Rückbildung statt einer Zunahme der Verknöcherung in der späteren Geschichte vieler Fischgruppen sprechen dafür, daß frühe Wirbeltiere einen Knochenpanzer besaßen und daß das Fehlen von Knochen bei den rezenten niederen Wirbeltieren ein degeneratives und kein primitives Merkmal darstellt.

Über die Gründe für die frühe Ausbildung von Knochen sind wir nicht genau orientiert. Eine Annahme beruht auf der Tatsache, daß wir zusammen mit diesen ältesten Wirbeltieren in den Ablagerungen der Flüsse, in denen viele von ihnen gefunden werden, auch Überreste der Eurypteriden, altertümlichen Wasserskorpionen, und wenig bekannte, als Ceratiocariden bezeichnete Crustaceen antreffen. Die Angehörigen der beiden Arthropodengruppen waren sehr gefräßig und im Durchschnitt beträchtlich größer als die kleinen Ostracodermen, unter denen sie lebten. Es wäre denkbar, daß die Wirbeltiere zunächst die Unterlegenen waren. Der Knochenpanzer mag sie gegen ihre wirbellosen Feinde geschützt haben. Später, als die Vertebraten größer, schneller und selbst räuberisch wurden, verschwanden die Eurypteriden, die Ceratiocariden sanken zur Bedeutungslosigkeit herab. Nach anderer Interpretation sollte der Knochenpanzer übermäßigen Flüssigkeitsverlust verhindern oder als Calciumspeicher dienen. Keine dieser Deutungen vermag zu überzeugen.

Die Ostracodermen bilden keineswegs eine einheitliche kleine Gruppe ähnlich gestalteter Tiere. Sie stellen vielmehr ein buntes Gemisch ancestraler kieferloser Formen dar, die gewöhnlich (und auch von uns) in vier verschiedene Ordnungen eingereiht werden. Am besten bekannt sind die Osteostraci, z. B. *Hemicyclaspis* aus der Gruppe der Cephalaspida (Abb. 18 A). Die Cephalaspiden besaßen eine sehr breite „Kopf“-region (Abb. 19), die größtenteils von den verschiedenen Anteilen des Kiemendarms eingenommen wurde. Da ihnen Kiefer, andere Beißwerkzeuge oder

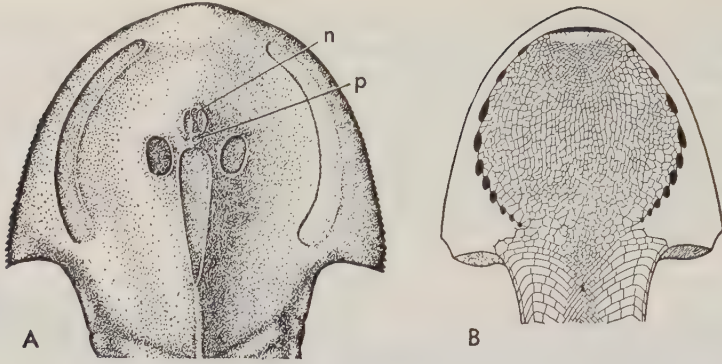


Abb. 19. Dorsal- und Ventralansicht der „Kopf“-region eines fossilen Ostracodermen aus der Gruppe der Cephalaspiden (s. Abb. 18 A). Dorsal liegen die paarigen Orbitae, die Öffnung für das unpaare Medianauge (Pinealorgan p) und eine unpaare, mediane Öffnung (n) für Riechschlauch und Hypophysensack. Die Ventralseite der Kopfregion wird von einem Mosaik kleiner Knochenplatten überkleidet, welche die zahlreichen Kiementaschen bedecken. Die rundlichen Kiemenenöffnungen liegen jeweils an der Seite, die Mundöffnung – ein schmaler Spalt – am Vorderende. (Nach STENSIÖ)

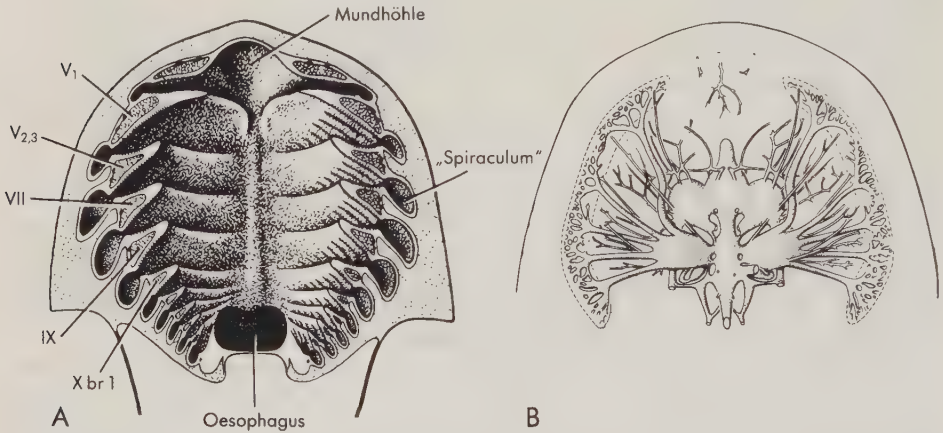


Abb. 20. Anatomie der „Kopf“-region eines Cephalaspiden (Ordnung Osteostraci). A Rekonstruktion von Mundhöhle und Kiemendarm, Ansicht von ventral nach Entfernung der Knochenplatten an der Unterseite des „Kopfes“. Die Mundhöhle ist klein, der Kiemendarm ein ausgedehntes Nahrungsfilter. V₁, V₂, V₃, VII, IX, Xbr1 = Schnitte durch die den serial angeordneten Kiemebogen zugehörigen Branchialnerven (s. Abb. 396, S. 491). Vor dem „Spiraculum“ liegen nach unserer Deutung noch zwei weitere Kiementaschen, andere Autoren halten die vorderste Kiementasche für das Spiraculum; B Ausguß der Schädelhöhle, der Orbitae, der Bogengänge und der Kanäle von Nerven und Blutgefäßen, Ansicht von ventral. (Nach STENSIÖ)

Raspeleinrichtungen fehlten, konnten sich diese sehr alten Vertebraten, wie ihre Chordatenvorfahren und die Larven der heutigen Neunaugen, wohl nur dadurch ernähren, daß sie Nahrungspartikelchen mit Hilfe des Kiemendarmes abfilterten. Viele von ihnen waren, obwohl sie sich mittels eines „Fisch“-schwanzes bewegen konnten, stark abgeplattet und müssen ziemlich träge Tiere gewesen sein. Die Osteostraci verdienen deshalb besondere Beachtung, weil bei ihnen Kopforgane und Kiemendarm größtenteils in einen soliden Knochenpanzer eingeschlossen sind. Durch sorgfältige Präparation konnte STENSIÖ die längst zerfallenen Weichteile rekonstru-

ieren, so daß Details der Kiementaschen, des Gehirns, der Hirnnerven und der Blutgefäße wieder sichtbar wurden (Abb. 20). Bei den Osteostraci lag – wie bei den rezenten Neunaugen – eine unpaare Nasenöffnung auf der Dorsalseite des Kopfes zwischen den Augen.

Eine zweite Ordnung, die *Anaspida* (Abb. 18 B), ist wie die Osteostraci durch die mediane Position der unpaaren äußeren Nasenöffnung an der Dorsalseite des Kopfes charakterisiert. Es handelt sich jedoch nicht um abgeplattete Bodenbewohner, sondern mehr um aktive Schwimmer, die allerdings angesichts ihrer nur mäßig entwickelten Flossen nicht allzu behende gewesen sein dürften. Das Schwanzende ist, umgekehrt wie bei den Haien, nach ventral in den Flossenunterlappen abgebogen – obwohl es auf Abbildungen früher Rekonstruktionen in den Oberlappen aufsteigt. Anstelle des schweren Knochenpanzers besaßen die *Anaspida* eine dünnere Knochenbedeckung aus schuppenähnlichen Platten. Durch dieses knöcherne Hautskelet ist uns ihr äußeres Bild relativ gut bekannt. Über die Binnengliederung der Kopfregion wissen wir dagegen sehr wenig, weil ein knöchernes Innenskelet fehlt. Die Kiemen öffneten sich lateral mit einer Reihe kleiner, rundlicher Poren. Obwohl einige Untersucher annehmen, daß sich die *Anaspida* als frei schwimmende Formen nahe der Wasseroberfläche von Plankton ernährten, erscheint es wahrscheinlicher, daß sie – ähnlich wie die Osteostraci – in der Regel mehr am Grunde der Gewässer lebten und ihre Nahrung mit Hilfe des Kiemenapparates aus dem morastigen Wasser filterten. Interessanterweise zeigt zumindest ein *Anaspide* (Abb. 18 C) eine Reduktion des Skelets und scheint aus einer Vielzahl von Gründen den Vorfahren der heutigen Neunaugen nahestehen. Die Ahnenreihe der Schleimfische ist nicht bekannt. Manche Autoren sehen in ihnen (nicht allzu enge) Verwandte der Neunaugen, die vermutlich aus den *Anaspida* hervorgingen, andere dagegen leiten sie von völlig andersartigen Formen ab.

Eine dritte und ziemlich große Ordnung bilden die *Heterostraci* (Abb. 21 A–C). Ihr Charakteristikum sind ausgedehnte Knochenplatten, die als Panzer den Kopfbereich umschließen, und kleinere knöcherne Schuppen, die den übrigen Körper bedecken. Im Vergleich zu den zuvor beschriebenen Ostracodermen fehlt den *Heterostraci* die dorsal gelegene mediane Nasenöffnung. Nach Ansicht der meisten Untersucher besaßen sie paarige Nasenöffnungen (wie alle kieferbesitzenden Wirbeltiere), jedoch lokalisieren einige wenige Autoren eine unpaare äußere Nasenöffnung an die Schnauzenspitze (wie bei den Schleimfischen). Die bei den Vertretern dieser Ordnung gemeinsame Öffnung der Kiemen führte jederseits am Hinterrand der „Kopf“-region nach außen. Das knöcherne Innenskelet war sehr gering entwickelt, so daß wir über die innere Anatomie recht wenig wissen. Typische *Heterostraci* waren annähernd stromlinienförmig, ähnlich manchen Raumschiffen in Zeichentrickserien. Paarige Flossen fehlten allerdings, doch könnten seitwärts oder nach dorsal gerichtete Stacheln als Stabilisatoren gewirkt haben. Die Augen lagen lateral, nicht dorsal wie bei den bodenlebenden Osteostraci, und die Knochenplatten um die Mundöffnung haben wohl in begrenztem Maße ein Annagen der Beute zugelassen. Möglicherweise waren diese Formen Aasfresser, vielleicht haben sie sich sogar von Weichtieren, z. B. Würmern, ernährt. Keinesfalls müssen sie unbedingt Nahrungsstrudler gewesen sein. Einige *Heterostraci* waren stärker abgeplattet und lassen eine Reduktion des knöchernen Skelets erkennen (Abb. 21 C). Angesichts ihrer seitwärts gerichteten Augen und der eher dorsal gelegenen Mundöffnung fällt es allerdings schwer, sich von der Lebensweise dieser Tiere ein richtiges Bild zu machen.

Zu einer vierten, kleinen Ordnung, zu den *Coelolepida*, gehören schließlich Formen, bei denen das Außenskelet lediglich aus kleinen, in der Haut gelegenen Knochenschuppen bestand (Abb. 21 D). Über sie ist wenig bekannt, so daß nicht weiter auf sie eingegangen werden muß.

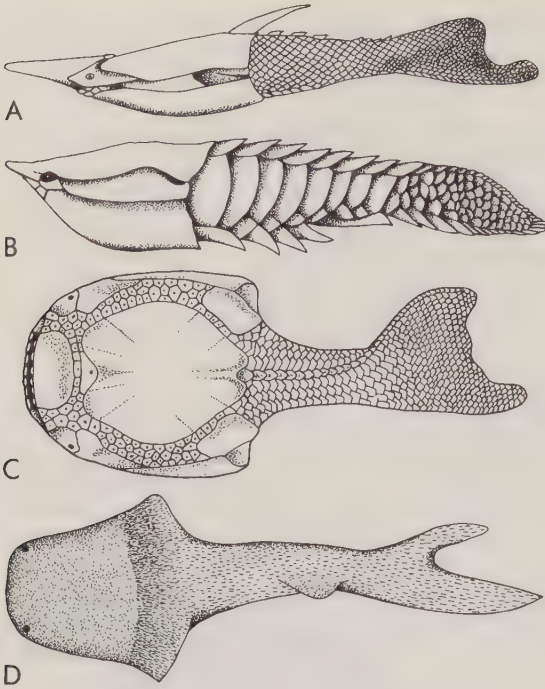


Abb. 21. Fossile Ostracodermen. A–C Vertreter der Heterostraci. A *Pteraspis*; B *Anglaspis*; C *Drepanaspis*. Die Heterostraci waren relativ stromlinienförmig gestaltet; D *Logania* aus der Ordnung Coelolepida. Die Körperform der Coelolepiden ist größtenteils nicht bekannt. (Nach MOY-THOMAS und MILES)

Dies sind also die kieferlosen Wirbeltiere – zwei Gruppen hochspezialisierter, in mancher Hinsicht auch degenerierter Formen, die heute noch vorkommen, und vier Gruppen ausgestorbener und daher nur wenig bekannter Tiere. Die Verwandtschaftsbeziehungen der Agnatha zu anderen Gruppen liegen leider völlig im dunkeln. Zwischen den niederen Chordaten und den kieferlosen Wirbeltieren sind keine Zwischenformen bekannt. Die ältesten fossilen Agnatha sind lediglich als Knochenbruchstücke, aber nicht als ganze Tiere erhalten. Ihre Gewebsstruktur weist sie als Heterostraci aus, doch geben die Fundstücke keinen nennenswerten Aufschluß über diese Gruppe. Die rezenten Neunaugen werden als stark modifizierte Abkömmlinge der Anaspida gedeutet, der Ursprung der Schleimfische ist strittig.

Die kieferbesitzenden Wirbeltiere sind vermutlich aus irgendeiner Gruppe der Ostracodermata hervorgegangen. Es fehlen aber auch hier alle Übergangsformen, so daß wir keine Zwischenstationen dieser Entwicklung kennen. Es läßt sich nicht einmal sagen, ob das Merkmal „Kiefer“ in der Evolution mehr als einmal entstanden ist. Die ersten kieferbesitzenden Fische, denen wir in der Fossilgeschichte begegnen, bilden allerdings hinsichtlich ihrer Merkmale zwei so differente Gruppen, daß man sich eine gemeinsame Ahnform kaum vorstellen kann und es noch schwerer fällt, sie zu zeichnen oder zu beschreiben.

Elasmobranchiomorphi

Placodermi

Die Ostracodermata erreichten den Höhepunkt ihrer Entwicklung während des Silurs. Am Ende dieser Periode erschienen etwas weiter fortgeschrittene Fischtypen, die in der folgenden Periode, dem Devon, besonders hervortraten, aber vor dem

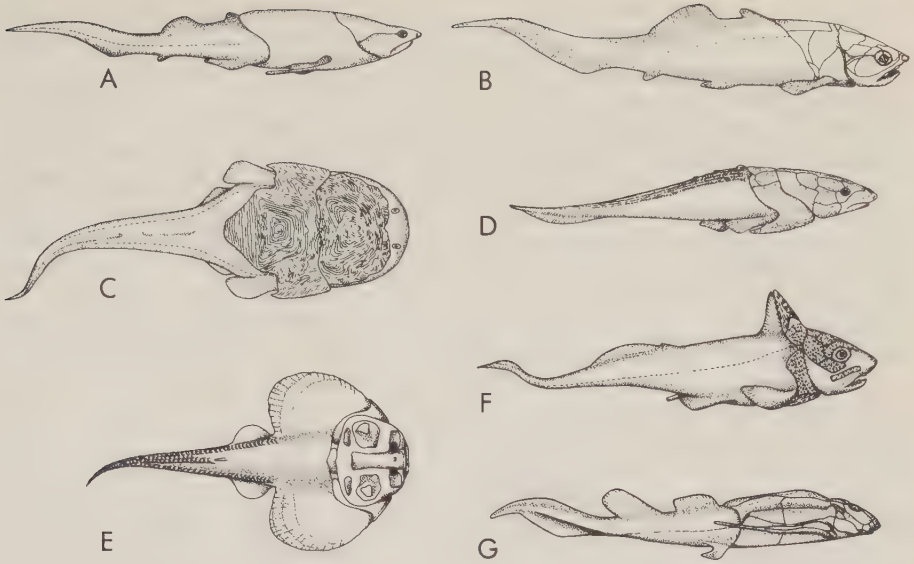


Abb. 22. Verschiedene Placodermi. A *Arctolepis*; B *Coccosteus* (A und B Vertreter der Ordnung Arthrodira); C *Phyllolepis* (Ordnung Phyllolepidi); D *Lunaspis* (Ordnung Petalichthyida); E *Gemuendina* (Ordnung Rhenanida); F *Rhamphodopsis* (Ordnung Ptyctodontida); G *Bothriolepis* (Ordnung Antiarchi). C und E Dorsalansicht, alle anderen Abbildungen in Seitenansicht. (Nach STENSIÖ)

Abschluß des Paläozoikums wieder ausstarben. Dies waren größtenteils groteske Formen, ganz unähnlich irgendwelchen heute lebenden Fischen.

Die Vertreter dieser Gruppe wurden lange Zeit als eigene Klasse, Placodermi, geführt. Man hielt sie für die Ahnform aller „höheren“ Vertebraten. Neuere Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß die Stachel„haie“, Acanthodii, die man ursprünglich dieser „Klasse“ zurechnete, zu den Knochenfischen gehören (s. S.59). Die meisten Placodermen stehen in engeren stammesgeschichtlichen Beziehungen zu den Haien und ihren Verwandten. Sie lassen sich mit ihnen in einer Klasse, den Elasmobranchiomorphi, zusammenfassen. Die Placodermi werden somit auf den Status einer Unterklasse zurückgestuft und in der Klasse Elasmobranchiomorphi den Knorpelfischen, Chondrichthyes, gleichgestellt.

Alle Placodermen besaßen richtige Kiefer. Diese stellen den entscheidenden Fortschritt gegenüber den Ostracodermen dar, der den Fischen neue Lebensräume und -weisen ermöglichte und sie zu aktiveren und in weiteren Gebieten streifenden Tieren werden ließ. Der Sammelname Gnathostomata (Kiefermäuler) wird oft für die Placodermi und alle höheren Vertebraten gebraucht, um sie den Agnatha gegenüberstellen zu können. Ursprünglich wurden die Kiefer der Placodermen für primitiv oder abgewandelt angesehen – ohne feste Verbindung mit dem nächstfolgenden Kiemenbogen, dem Hyoidbogen (s. Abb. 164, S.222). Diese Deutung wird nunmehr von den meisten Untersuchern angezweifelt. Unglücklicherweise waren der Hyoidbogen und auch alle anderen Kiemenbogen wohl knorpelig – so lange wir sie nicht im Fossilmaterial finden, läßt sich demnach keine gesicherte Aussage machen. In Verbindung mit der neugewonnenen „Freiheit“ dieser Fische entwickelten sich auch paarige Flossen. Sie sind allerdings sehr variabel gestaltet und (aus heutiger Sicht) häufig skurril geformt, als „experimentierte“ die Natur noch mit den neuen Bauelementen.

Am besten bekannt unter den Placodermi sind die *Arthrodira* (αρθρον Glied, Gelenk; δειρη Hals; Abb. 22 A, B). Bei ihnen waren Kopf und Kiemenregion durch einen großen Knochenschild bedeckt. Der größte Teil des Körpers wurde von einem ringförmigen Plattenpanzer umhüllt, dessen beide Teile durch ein Paar beweglicher Gelenke verbunden waren. Besondere Knochenplatten übernahmen die Funktion der Kiefer und der Zähne. Der hintere Teil des Körpers war ganz nackt, bei den primitivsten Typen allerdings von Knochenschuppen bedeckt. Bei einigen Formen sind echte paarige Flossen ausgebildet, bei den primitivsten Arthrodiren finden wir aber wenig mehr als ein Paar großer, hohler, aber fester Stacheln, *Spinalia*, die von der Schulterregion nach außen gerichtet sind. Sie dienten als eine Art Greif- oder Balancierorgan.

Die Arthrodiren waren zum größten Teil aktive Räuber, die sich von dem mannigfaltigen Fischbestand in den Seen und Meeren des Devons ernährten. *Dunkleosteus* aus den schwarzen Schiefern des nördlichen Ohio war sogar eine der größten Formen seiner Zeit, ein Fisch, der dem in Abb. 22 B dargestellten *Coccosteus* ähnelte, aber eine Länge von 9 m erreichte. Einige Arthrodira wurden zu abgeplatteten Bodenbewohnern mit reduziertem Knochenpanzer und schwach ausgebildeten Kiefern.

Die anderen Placodermi sind allesamt Variationen des Arthrodiren „musters“. Die Unterteilung des Knochenpanzers in einzelne Knochenplatten an Kopf, Unterkiefer und vorderem Rumpfbereich, die Ausbildung von Stacheln vor den Brustflossen, die Abplattung des Körpers mit dem Übergang zu einer mehr bodennahen Lebensweise und die Reduktion des Exoskelets sind verbreitete, aber nicht generell ausgeprägte Charakteristika der verschiedenen Ordnungen. Alle zuvor genannten Merkmalsänderungen treten tendenziell bei Vertretern der Ordnungen *Phyllolepidida* (Abb. 22 C), *Petalichthyida* (Abb. 22 D) und *Rhenanida* (Abb. 22 E) auf. Sie bilden eine recht heterogene Gruppe, über die wenig bekannt ist, stellen aber wohl erste „Konstruktionsversuche“ in der Entwicklung zu einem Fischtyp dar, der den „modernen“ Engelhaien und Rochen gleichkommt. Eine andere Ordnung, die *Ptyctodontida*, schließt Formen ein, die sich auf das Zertrümmern von Molluskschalen spezialisierten (Abb. 22 F) – vergleichbar und in mancherlei Hinsicht recht ähnlich den noch zu besprechenden *Holocephali*. Bemerkenswert ist, daß zumindest ein *Ptyctodontier* an der Bauchflosse des männlichen Tieres ein besonderes Kopulationsorgan besaß, wie es in anderer Form von den Knorpelfischen bekannt ist. Die Ausbildung dieses Kopulationsorgans ist eines der Merkmale, das Placodermi und *Chondrichthyes* verbindet.

Als letzte Ordnung der Placodermen sind die *Antiarchi* (Abb. 22 G) zu nennen – grotesk gestaltete kleine Fische, die ebenso wie die *Arthrodira* einen zweiteiligen Plattenpanzer besaßen. Ihr Kopf war klein, die Kiefer bestanden aus dünnen Reibplatten, und als Vordergliedmaßen waren gegliederte „Schwimmpaddel“ vorhanden, die gleich knöchernen Flügeln vom Körper abstanden. Diese Brustflossen sind allerdings vollständig in einen Hautknochenpanzer eingeschlossen, so daß sie eher den Scheren eines Hummers gleichen als irgendeiner Flossenform der Fische. Der schwere, an der Ventralfläche abgeplattete Panzer und die dorsal gelegenen Augen sprechen dafür, daß die *Antiarchi* vermutlich recht inaktiv am Grunde der Gewässer lebten.

Die Mehrzahl der Placodermen steht offensichtlich weit entfernt von den Hauptlinien der Evolution der Wirbeltiere, und wenige, wenn überhaupt irgendwelche, der bekannten Typen dürfen vielleicht als tatsächliche Vorfahren späterer Vertebraten angesehen werden. Als Gruppe scheinen sie jedoch einen der ersten Versuche der Natur zur Entwicklung kieferbesitzender Wirbeltiere darzustellen. Die meisten dieser „Versuchsmodelle“ waren schließlich nicht erfolgreich; es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß sich aus bestimmten Formen der Placodermi unter Verlust des Knochenpan-

zers Haie und Chimären entwickelten, die zweite Unterklasse der Elasmobranchiomorphi.

Chondrichthyes

Die rezenten Haie sind typische Vertreter einer größeren überlebenden Gruppe kiefertragender mariner Fische – der Unterklasse Chondrichthyes. Der Name „Knorpelfische“ weist darauf hin, daß Knorpelgewebe bei allen Gliedern dieser Gruppe so gut wie unbekannt ist (etwas Knorpelgewebe kann an der Basis der Plakoidschuppen oder Dentikel vorhanden sein). Wahrscheinlich beruht das Fehlen des Knorpels bei den Haien auf einem Rückbildungsprozeß. Die zahnähnlichen Dentikel in der Haut der Haie und die bisweilen in den Flossen vorhandenen Stacheln erscheinen als letzte Reste des Knochenpanzers, der einmal ihre Placodermen-Ahnen

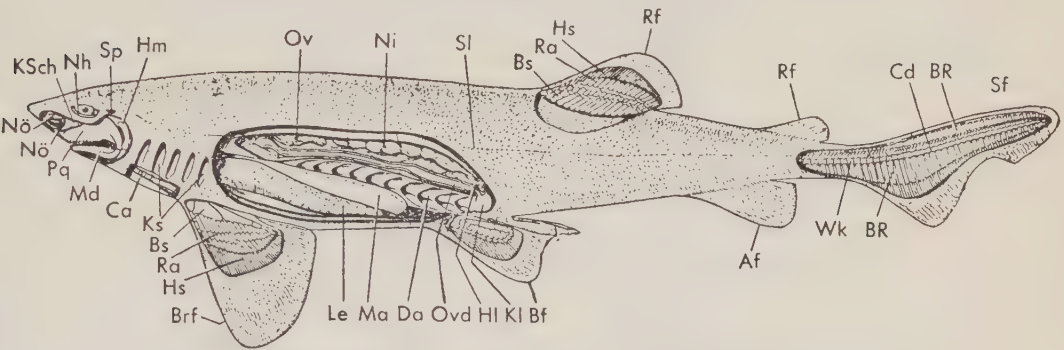


Abb. 23. Seitenansicht eines weiblichen Haies; Kieferapparat, Flossenskelet und Organe der Leibeshöhle freipräpariert, Spiraldarm und Oviduct eröffnet. Abk.: Af Analflosse; Bf Bauchflosse; BR basale und radiale Elemente des Stützskelets in Ober- und Unterlappen der Schwanzflosse; Brf Brustflosse; Bs Basalia der Flossenradialstrahlen; Ca Conus arteriosus; Cd Chorda dorsalis; Da Darm mit Spiralfalte; Hl primärer Harnleiter; Hm Hyomandibulare; Hs „Horn“strahlen; KI Kloake; Ks Kiemenspalten; KSch knorpelige Schädelkapsel; Le Leber; Ma Magen; Md Mandibulare; Nh „Nickhaut“; Ni Niere; Nö vordere und hintere Öffnung der Nasengrube; Ov Ovar; Ovd Oviduct; Pq Palatoquadratum; Ra Flossenradialstrahlen; Rf Rückenflossen; Sf Schwanzflosse; Sl Seitenlinie; Sp Spiraculum; Wk Wirbelkörper (Centrum). (Aus DEAN)

umhüllte. Die Hauptgruppe der Knorpelfische wird von der Zwischenklasse Elasmobranchii gebildet – den Haien, Engelhaien und Rochen sowie einigen ausgestorbenen Verwandten (Abb. 23). Kiefer und Kiefergelenk sind gut entwickelt, obwohl – da kein Knochen vorhanden ist – auch ein knöcherner Schädel fehlt und der Oberkiefer nicht unmittelbar am Hirnschädel befestigt ist. Die Kiemen begrenzen spaltförmige Öffnungen, im typischen Falle fünf, die sich einzeln nach außen öffnen. Im allgemeinen ist eine kleine, zusätzliche vordere Öffnung vorhanden, das Spiraculum (Spritzloch). Es fehlen die Besonderheiten der Cyclostomen und die merkwürdigen „Versuchskonstruktionen“, die wir bei den wunderbar geformten Arthrodiren beobachtet haben. Die beiden Nasenöffnungen liegen unterhalb der Schnauzenpartie.

Ein wahrscheinlich nicht primitives Merkmal der Haie und ihrer Verwandtschaften sind die großen Eier, die sie hervorbringen und die eine beträchtliche Dottermenge enthalten. Diese Eier werden bei vielen Angehörigen der Gruppe von einer Hornschale umschlossen, bevor sie abgelegt werden. Sie müssen deshalb befruchtet werden, bevor sie den mütterlichen Körper verlassen. Bei den männlichen Haien ist ein Kopulationsorgan (Pterygopodium oder Mixopterygium) vorhanden, das von einem

umgewandelten Teil der Bauchflosse gebildet wird und bei der Einführung der Spermien mithilft. Die innere Befruchtung erlaubt die Entwicklung der Jungen innerhalb des mütterlichen Körpers. Bei verschiedenen Haien und Rochen werden die befruchteten Eier in den mütterlichen Genitalwegen zurückgehalten und entwickeln sich dort, so daß die Jungen lebend geboren werden. (Einige wenige Reptilien und nahezu alle Säugetiere haben diesen Vorgang in ähnlicher Weise gestaltet.)

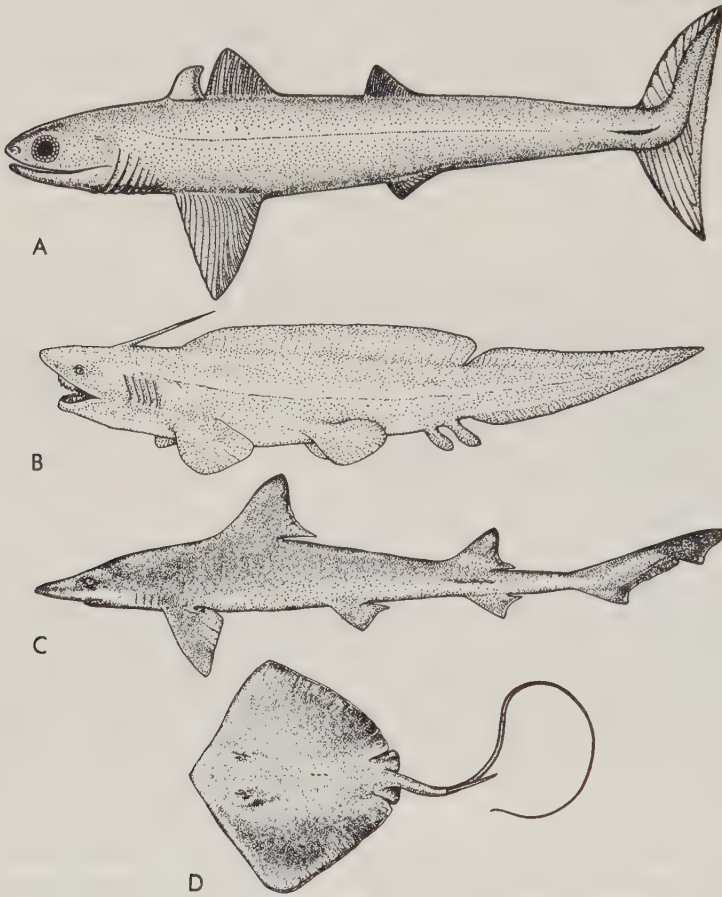


Abb. 24. Vertreter der Elasmobranchii (Unterklasse Chondrichthyes der Klasse Elasmobranchiomorphi). Sie besitzen ein Knorpelskelet, der Oberkiefer ist nicht mit dem Hirnschädel verschmolzen. A *Cladoselache*, ein primitiver Angehöriger der Ordnung Cladoselachii; B *Xenacanthus* (Ordnung Pleuracanthodii); C *Mustelus*, typischer Vertreter der Ordnung Selachii; D *Dysbatis*, eine stark abgeflachte Form der Ordnung Batoidea. Die Brustflossen sind außerordentlich vergrößert, der lange Schwanz ähnelt einer Peitschenschnur. (A nach DEAN und HARRIS; B nach ŠPINAR und BURIAN; C und D nach GARMAN)

Elasmobranchier erscheinen erstmals im späteren Abschnitt des Devons, und die aus dieser Periode stammende Gattung *Cladoselache* (Abb. 24 A) dürfte wohl den Ahnformen der späteren haiähnlichen Fische recht nahe stehen. Sie repräsentiert die Ordnung Cladoselachii, deren Vertreter durch breit angeheftete Flossen und das Fehlen des Kopulationsorgans an den Bauchflossen der Männchen charakterisiert sind. Beide Eigenschaften wurden als primitiv angesehen, doch läßt sich in beiden

Fällen darüber streiten. Aus den Cladoselachiern ging als kleine, aberrante Gruppe die Ordnung *Pleuracanthodii* (Abb. 24 B) hervor, Formen, die im Paläozoikum (und im frühesten Mesozoikum) im Süßwasser lebten. Mit der symmetrisch zugespitzten Schwanzflosse, den fleischigen paarigen Flossen und den beiden hintereinanderliegenden Analflossen weichen sie in ihrem Bau deutlich von der typischen Haigestalt ab.

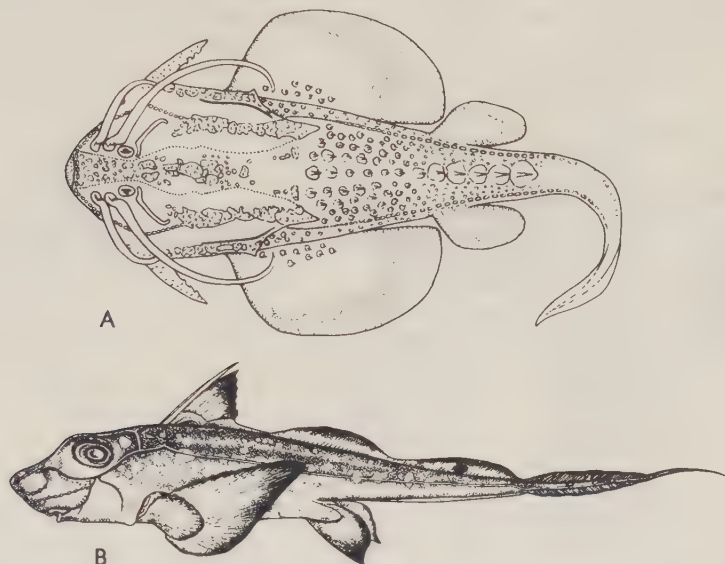


Abb. 25. Holocephale Fische. A *Menaspis*, absonderlich gestaltet, ausgestorben; B *Chimaera* (Seekatze), rezent. (A nach BENDIX-ALMGREEN; B nach DEAN)

Die Haie zeigten in den Meeren des späten Paläozoikums eine große Formenmannigfaltigkeit, und gegen Ende des Mesozoikums finden wir Hai-Typen, die jenen der heutigen Meere sehr ähnlich sind (Abb. 23; 24 B). Sie gehören alle in die sehr große Ordnung *Selachii*. Diese „normalen“ Haie leben fast rein räuberisch und sind mit wenigen Ausnahmen ausschließlich Meerestiere. Abgesehen von der Rückbildung des knöchernen Skelets sind sie ganz allgemein „richtige“ Fische von einem ziemlich primitiven Typus. Die Haie besitzen gut entwickelte, paarige Flossen und eine mächtige Schwanzflosse, in deren Oberlappen sich das Schwanzende des Körpers aufbiegt.

Im Mesozoikum erscheinen auch die ersten Rajiden (Rochen) und Squatiniden (Engelhaie), Angehörige der Ordnung *Batoidea* (Abb. 24 D). Sie stammen von den Haien ab und haben sich auf Molluskenkost umgestellt. Die abgeplattete Körperform dieser wenig attraktiven Tiere ist ihrer bodenbewohnenden Lebensweise angepaßt. Bei den typischen Rochen sind der Schwanz und die Bauchflossen stark reduziert, die Brustflossen dagegen in hohem Maße ausgedehnt. Sie können, indem sie sich nach vorn über die Kiemenöffnung hinwegspannen, vor dem Kopf aneinanderstoßen. Die Lokomotion erfolgt durch wellenförmige Bewegungen dieser ausgedehnten Körperanhänge. Da in Ruhelage der Mund in den Schlamm oder den Sand des Meeresbodens eingegraben sein kann, ist das Spiraculum, das bei den echten Haien klein ist oder sogar fehlt, bei diesen Formen zu einer hinter den Augen gelegenen großen Öffnung geworden, durch die Wasser in den Kiemendarm einströmt.

Eine besondere Gruppe der Knorpelfische bilden die Chimaerae oder Seekatzen –

die Holocephali (Abb. 25, 26). Es sind dies ziemlich seltene ozeanische Formen, gleich den Rochen vorwiegend Molluskenfresser. Ihr Körper ist allerdings nicht nennenswert zusammengedrückt, und zu ihren besonderen Merkmalen gehört u. a. die Ausbildung großer Zahnplatten und von Oberkiefern, die (im Gegensatz zu jenen der Haie) fest mit dem Hirnschädel verbunden sind. Ein Hautlappen (Operculum) bedeckt die Kiemenregion (in ähnlicher Weise, wie dies sowohl bei den Placodermi als auch bei den höheren Knochenfischen durch eine Reihe von Knochenplatten geschieht).

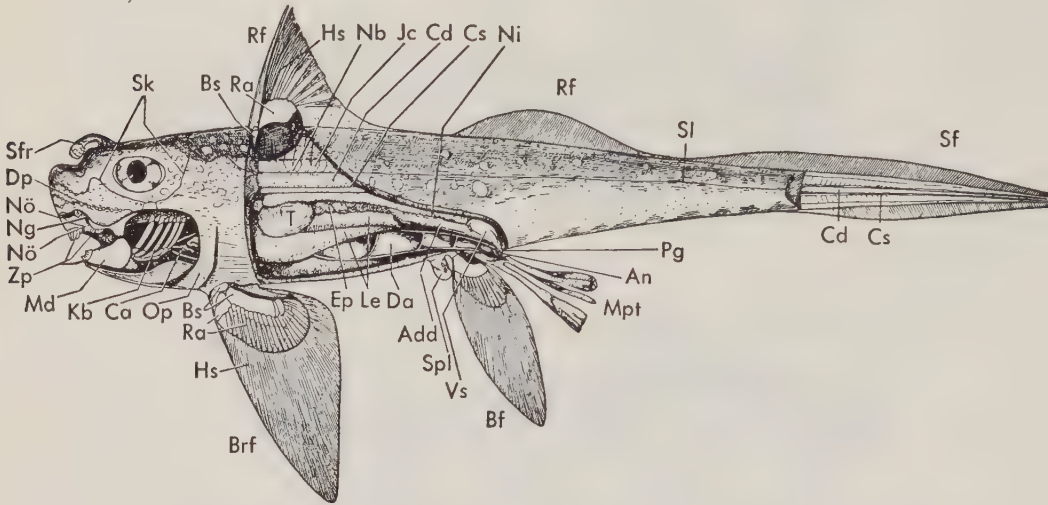


Abb. 26. Seitenansicht einer männlichen Chimäre (nach *Chimaera collieri*); präparatorische Darstellung verschiedener Regionen des Körpers. Abk.: Add Ampulla ductus deferentis; An Anus; Bf Bauchflosse; Brf Brustflosse; Bs Basalia der Flossenradien; Ca Conus arteriosus; Cd Chorda dorsalis; Cs Chordascheide; Da Darm mit Spiralfalte; Dp Dermalplatten des Seitenkanals; Ep Epididymis; Hs „Horn“strahlen; Ic Intercalaria; Kb Kiemenbogen; Le Leber; Md Mandibulare; Mpt Mixopterygium = akzessorisches Kopulationsorgan; Nb Neuralbogen; Ng Nasengrube; Ni Niere; Nö vordere und hintere Öffnung der Nasengrube, von einer Hautfalte überdeckt; Op Operculum; Pg Porus genitalis; Ra Flossenradien, an der vorderen Rückenflosse verschmolzen; Rf Rückenflossen; Sf Schwanzflosse; Sfr Spina frontalis, eine Besonderheit der männlichen Tiere; Sk Seitenkanäle im Kopfbereich; Sl Seitenlinie; Spl Sägeplatte; T Testis; Vs Vesicula seminalis; Zp Zahnplatten. (Aus DEAN)

Es wird angenommen, daß die Chimären, ebenso wie die Haie, von den Placodermen abstammen; die fossilen Dokumente hierüber sind zwar unvollständig, doch lassen sie vermuten, daß Chimären und Haie auf unabhängigen Entwicklungslinien aus den Placodermi hervorgegangen sind. Falls dies zutrifft, dann wären die Chondrichthyes keine „natürliche“ Gruppe. Vielleicht sollte man die Bezeichnung fallenlassen und Elasmobranchii und Holocephali zu getrennten Unterklassen machen. Es gibt ganz wenige fossile Holocephali – meist kaum bekannt und bizarr gestaltet (Abb. 25 A). Die normaler (oder zumindest vertrauter) erscheinenden rezenten Formen (Abb. 25 B) werden alle in die Ordnung Chimaeriformes eingereiht.

Knochenfische

Die Klasse der Osteichthyes umfaßt weitaus die Mehrzahl aller Fische. Sie haben, wie schon der Name andeutet, ein knöchernes Skelet behalten und vervollkommenet. Als charakteristische Elemente treten – mit gewissen Varianten – bei den meisten

Angehörigen dieser Gruppe Knochen im Bereich des Schädels, der Kiefer und des Kiemendeckels auf, und der Körper wird von knöchernen Schuppen bedeckt. Früher glaubte man, daß die Knochenfische von haiähnlichen Formen abstammten und der Knochen einen Neuerwerb darstelle. Nunmehr erscheint es jedoch viel wahrscheinlicher, daß das knöcherne Skelet, das bereits bei ancestralen Vertebraten ausgebildet war, hier einfach beibehalten und verbessert wurde.

In den folgenden Abschnitten werden wir die wichtigsten Schritte im Evolutionsgeschehen jener großen Fischgruppen skizzieren, die – im Devon beginnend – nach allgemeiner Anschauung als eigentliche Mitglieder der Klasse Osteichthyes anzusehen



Abb. 27. Acanthodii, primitive kieferbesitzende Fische, wahrscheinlich den ancestralen Osteichthyes verwandt. A *Climacodus*, mit ausgeprägten Knochenschuppen und großen Flossenstacheln; B *Ischnacanthus*, mit stark rückgebildeten Hauptknochenplatten und schlanken Stacheln. (A nach den Angaben von WATSON; B nach MOY-THOMAS und MILES)

sind. Zuvor jedoch müssen wir eine interessante, aber rätselhafte kleine Gruppe sehr alttümlicher Fische erwähnen, die Acanthodii (Abb. 27). Es handelt sich hierbei um kieferbesitzende Fische, die sogar noch vor den Placodermi erschienen. Fragmentarische Reste der Acanthodier lassen sich nämlich bis weit in das Silur zurückverfolgen. Die Gruppe überlebte bis in das Perm, ist allerdings in Süßwasserablagerungen des frühen Devons zahlenmäßig besonders reichlich vertreten. Die meisten Acanthodii waren sehr klein, kaum fingerlang. Wie bei den Ostracodermen und den Placodermen wurden Kopf und Körper von knöchernen Platten und Schuppen bedeckt. Ossifikationen des Endoskelets sind in durchaus beachtlichem Maße nachweisbar. Der Schwanz war, ähnlich wie bei den Haien, stark aufwärts gebogen. Paarige Flossen waren vorhanden, aber höchst ungewöhnlich gestaltet. Jede Flosse wurde durch einen sehr kräftigen Stachel verstärkt. Zusätzlich zu den paarigen Brust- und Bauchflossen waren bis zu fünf accessorische Flossenpaare ausgebildet. Ähnliche Stacheln liegen vor der Rücken- und vor der Analflosse. Die Acanthodii werden oft als Stachel„haie“ bezeichnet. Von der Form der Schwanzflosse abgesehen, zeigen sie jedoch im Körperbau keine besonderen Ähnlichkeiten mit den Haien. Sie sehen jedoch auch den echten Placodermen nicht ähnlich, obwohl sie einst in diese Gruppe eingeschlossen wurden. Neuere eingehende Untersuchungen haben Baueigentümlichkeiten, speziell im Bereich des Schädels und des Branchialskelets erkennen lassen, die auf eine Verwandtschaft der Acanthodii mit den Knochenfischen hinweisen. Allerdings können die bekannten Acanthodier ihrer eigentümlichen paarigen Flossen wegen keine direkten Vorfahren der Osteichthyes sein. So weisen wir sie mit einiger Zurückhaltung als Unterklasse der Klasse Osteichthyes zu.

Bis jetzt ist das Problem, wie jene kieferbesitzenden Wirbeltierahnen aussahen, von

denen Placodermi, Chondrichthyes und Osteichthyes abstammen, völlig ungelöst. Vermutlich entwickelten sich diese noch unbekannten Vorfahren während des Silurs oder noch früher, sehr wahrscheinlich im Süßwasser. Aber die aus diesen ältesten Zeiten erhaltenen Fossilfunde sind fast ausschließlich mariner Herkunft. Die größte Lücke besteht darin, daß wir über die mutmaßliche – unter Umständen gar nicht vorhandene – gemeinsame Ahnform der verschiedenen Gruppen der Gnathostomata absolut nichts wissen.

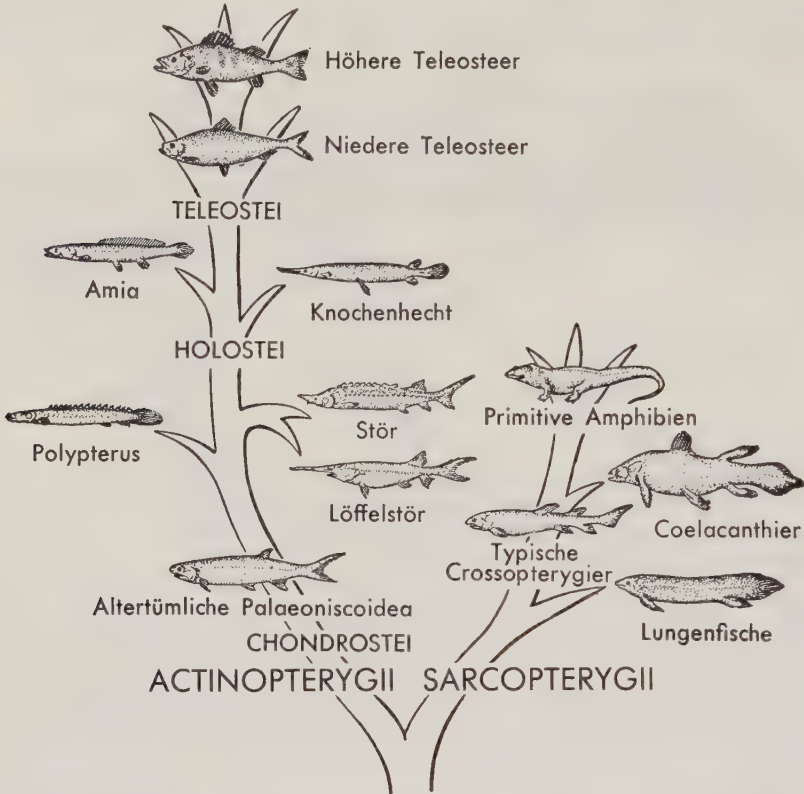


Abb. 28. Vereinfachter Stammbaum der Knochenfische (abgesehen von den Acanthodii), der die Verwandtschaftsbeziehungen der verschiedenen Gruppen zueinander und zu den Amphibien ausdrückt.

Lassen wir die rätselvollen Stachel„haie“ außer acht, so sind die ersten eigentlichen Osteichthyes in den Ablagerungen des Devons nachzuweisen. Die Knochenfische sind somit etwas älter als die Haie. Schon in der Mitte des Devons waren die Osteichthyes die dominierenden Formen des Süßwassers, wo sie auch in großer Formenmannigfaltigkeit und Zahl in den späteren Perioden des Paläozoikums auftreten. Einige wenige Knochenfische sind in den Salzwasserablagerungen des Paläozoikums nachweisbar, und gegen Ende der Trias scheinen die Ozeane das Hauptquartier der Osteichthyes geworden zu sein. Lungen waren wohl bei allen primitiven Knochenfischen vorhanden, obwohl diese Organe heute verschwunden sind oder in ein hydrostatisches Organ, die Schwimmblase, umgewandelt wurden. Die Lungen waren vermutlich eine wesentliche Hilfeeinrichtung, um die jahreszeitlichen Trockenperioden zu überleben. Derartige Bedingungen haben nach Ansicht vieler Geologen in den Süßwasserbereichen des Devons geherrscht, in denen die ancestralen Osteichthyes

lebten. Später verloren die Lungen mit den klimatischen Veränderungen und besonders mit der Umsiedlung der meisten überlebenden Typen der Knochenfische in das Meer ihre Bedeutung.

Die Phylogenie der Knochenfische ist kompliziert, doch müssen wir insoweit darauf eingehen, daß wir die Stellung der uns interessierenden und anatomisch bedeutsamen Formen im Stammbaum festhalten können (Abb. 28). Schon beim allerersten Beginn der uns bekannten Geschichte waren die Osteichthyes (von den in ihrer Zuordnung problematischen Acanthodii abgesehen) in zwei Hauptgruppen unterteilt, die wir als die Unterklassen Sarcopterygii und Actinopterygii bezeichnen.

Sarcopterygii

Für die Abstammung der Landwirbeltiere sind die Sarcopterygii die wichtigere der beiden Gruppen, denn sie enthalten die Ordnung *Crossopterygii*, aus denen die Landwirbeltiere hervorgegangen sein dürften, und die Ordnung *Dipnoi*, die Lungenfische, die überlebende Vettern unserer Fisch-Vorfahren darstellen. Einige Sarcopterygii besaßen, im Gegensatz zu den Angehörigen der Unterklasse der Actinopterygii, innere Nasenöffnungen (Choanen), wie sie auch alle Landwirbeltiere aufweisen. (Wegen der Ausbildung dieser Strukturen wurden diese Fische gelegentlich auch als Choanichthyes bezeichnet.) Als gewichtiger Unterschied zu den Actinopterygiern

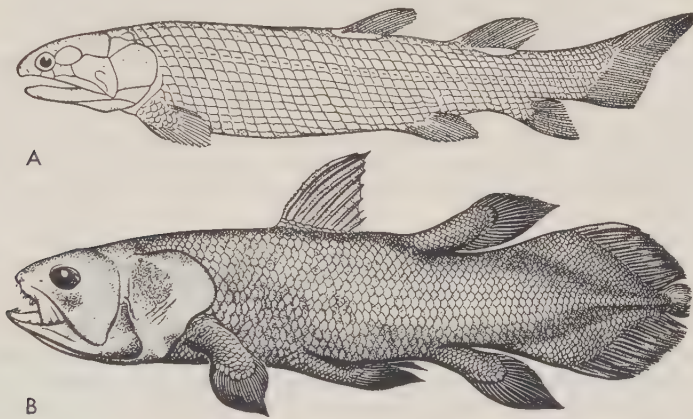


Abb. 29. Crossopterygier. A *Osteolepis*, typische Form aus dem Devon; B *Latimeria chalumnae*, der einzige rezente Coelacanth. (A nach TRAQUAIR; B nach MILLOT)

sind bei den Sarcopterygii fleischig-lappige paarige Flossen vorhanden (daher der Name dieser Unterklasse). Der Feinbau der Schuppen weicht bei frühen Formen ganz erheblich von der Struktur der Actinopterygier-Schuppen ab (s. Cosmoïdschuppe S. 174).

CROSSOPTERYGII. Im Devon waren die Crossopterygier (Abb. 29 A) die verbreitetsten Knochenfische, aggressive, räuberische Formen, die wichtige Strukturmerkmale besitzen, wie man sie von den Vorfahren der Amphibien erwartet. Im Karbon wurden sie jedoch relativ selten, und die typischen Crossopterygier, Unterordnung *Rhipidistia*, waren am Ende des Paläozoikums ausgestorben.

In der Zwischenzeit hatte sich jedoch ein besonderer Seitenzweig der Crossopterygier entwickelt, die Coelacanthini (Abb. 29 B). Diese Formen, die in die Meere des Mesozoikums wanderten, besaßen eine stumpfe Schnauze, schwache Kiefer und Zähne. Der letzte fossile Coelacanth wurde in den Felsen der Kreidezeit gefunden,

und es wurde lange gelehrt, daß diese Crossopterygier-Verwandten ausgestorben seien. Zur Überraschung der Wissenschaft wurde jedoch 1939 ein seltsamer Fisch an der Küste Südafrikas gefangen, der sich als *Coelacanth* erwies! Dieses einzige Exemplar, das den Artnamen *Latimeria chalumnae* erhielt, war unglücklicherweise nur unvollständig erhalten. Seither wurde eine ganze Reihe weiterer Exemplare aus dem Tiefwasser um die Komoren (Indischer Ozean) gefangen, wo diese Quastenflosser in einer Tiefe von 150–180 m leben. Die Anatomie der *Latimeria chalumnae* wurde und wird eingehend vor allem von französischen Wissenschaftlern untersucht. Die Kenntnis der Anatomie dieses Fisches ist von außerordentlicher Bedeutung; denn wir haben hier den nächsten lebenden Fisch-Verwandten der Tetrapoden vor uns. Wenngleich

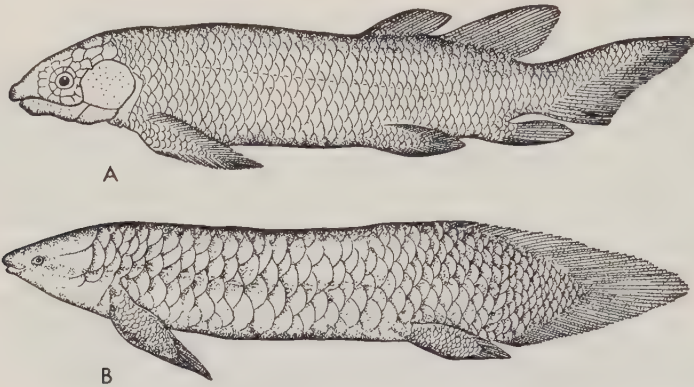


Abb. 30. Lungenfische. A *Dipterus*, altertümliche fossile Form aus dem Devon; B *Epiceratodus*, australischer Lungenfisch. Die unpaaren Flossen haben während der stammesgeschichtlichen Entwicklung dieser Gruppe starke Veränderungen erfahren. (A nach TRAQUAIR; B nach DEAN)

die Landwirbeltiere von den Crossopterygiern abstammen und *Latimeria* ein Crossopterygier ist, darf man jedoch nicht erwarten, daß dieses „Überbleibsel der Vorzeit“ den Vorfahren der Tetrapoden allzu ähnlich ist. Selbst die ältesten fossilen Coelacanthinen unterscheiden sich in mehreren Skeleteigentümlichkeiten von den typischen Vertretern dieser Ordnung, und der Wechsel von den urzeitlichen Bächen und Teichen zur Tiefsee ist mit zahlreichen strukturellen und funktionellen Veränderungen einhergegangen. Den Coelacanthini fehlen – im Gegensatz zu den Rhipidistia – die inneren Nasenöffnungen. Statt dessen ist im rostralen Kopfbereich eine Reihe von Kanälen nachweisbar, die mit einer gallertigen Substanz gefüllt sind und offenbar ein seiner Natur nach unbekanntes Sinnesorgan darstellen. Die Nasenhöhlen sind den Riechgruben der meisten anderen Fische völlig unähnlich. (Sie gleichen eher den Riechgängen des Flösselhechtes, *Polypterus* [s. S. 66] – eine Feststellung, die allerdings wenig Aufschluß gibt.) Die Lungen, die im Tiefwasser nicht genutzt werden können, sind zu einem großen Sack umgebildet, der mit Fett und Bindegewebe gefüllt ist. Der Anteil des Knorpelgewebes am Aufbau des Skelets ist deutlich vermindert, das Knorpelgewebe dominiert. Das Herz ist ziemlich einfach gebaut. Die einzelnen Abteilungen sind nahezu linear angeordnet und werden in geringerem Maße durch Faltenbildungen abgegrenzt, als dies bei den meisten Wirbeltieren der Fall ist. Die Schädelhöhle ist groß, das darin gelegene Gehirn sehr klein. Ein Foramen pineale fehlt. Die Kiemensepten sind höher entwickelt als bei typischen Knochenfischen. Der Darm enthält eine Spiralfalte. Übergroße Salzkonzentration in den Geweben wird wie bei den Haien durch Harnstoffretention im Blut (s. Kap. 13) verhindert. Beim männlichen Tier ist eine Kloake ausgebildet. Die Embryonalentwicklung ist unbe-

kannt. Die Eier sind von mäßiger Größe, ihr Durchmesser beträgt etwa 1 mm. Gemeinsam ist den Coelacanthini und den Rhipidistia die Gliederung des Schädels (und zwar sowohl des Neurocraniums als auch des dermalen Schädeldaches) in ein vorderes und ein hinteres Segment, wobei die beiden Teile des Neurocraniums gelenkig verbunden sind. Dieses Baumerkmal ist sonst nur von den allerfrühesten Amphibien bekannt.

LUNGENFISCHE. Die Dipnoi oder Lungenfische (Abb. 30; 31) werden heute durch drei Gattungen repräsentiert, von denen jeweils eine in den tropischen Gebieten Australiens, Afrikas und Südamerikas lebt. In vielen Baueigentümlichkeiten und in ihrem Entwicklungsmodus sind die Lungenfische den Amphibien sehr ähnlich. Sie

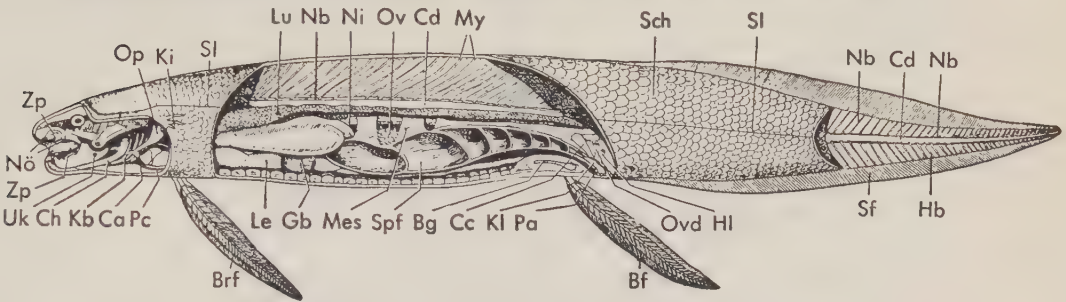


Abb. 31. Seitenansicht eines Lungenfisches (hauptsächlich nach *Protopterus*). Verschiedene Körperregionen anpräpariert, Spiraldarm eröffnet. Abk.: Bf Bauchflosse; Bg Beckengürtel; Brf Brustflosse; Ca Conus arteriosus; Cc Caecum cloacae; Cd Chorda dorsalis; Ch Ceratohyale; Gb Gallenblase; Hb Hämbogen; Hl primärer Harnleiter; Kb Kiemenbogen; Ki äußere Kiemen; Kl Kloake; Le Leber; Lu Lunge; Mes Mesenterium dorsale; My Myomere (Muskelsegmente); Nb Neuralbogen; Ni Niere; Nö vordere und hintere Nasenöffnung; Op Operculum; Ov Ovar; Ovd Oviduct; Pa Porus abdominalis; Pc Pericard; Sch Schuppen; Sf Schwanzflosse; Sl Seitenlinie; Spf Spiralfalte des Darmes; Uk Unterkiefer; Zp Zahnplatten. (Aus DEAN)

wurden früher vielfach für die wirklichen Ahnformen der Amphibien gehalten. Neuerdings findet sich immer mehr Grund zur Annahme, daß die ancestralen Crossopterygier diese Merkmale in gleichem Maße wie ihre Verwandten besaßen und daß die Lungenfische weniger als direkte Vorfahren der Landwirbeltiere, sondern eher als deren Seitenverwandte angesehen werden dürfen. Der Schädelbau der lebenden und der fossilen Lungenfische zeigt Besonderheiten, die den eigentlichen Amphibien-Ahnen fehlen. Das bei den Crossopterygiern vorhandene „quere“ Schädelgelenk ist nicht ausgebildet. Im Laufe der Evolution der Lungenfische hat sich die Verknöcherung des Skelets insgesamt stark rückgebildet. Die Lungenfische ernähren sich von Evertebraten und Pflanzen, und in Verbindung mit dieser Form der Ernährung haben sich besondere fächerförmige Zahnplatten ausgebildet. Wesentlich erscheint, daß die Lungenfische nur in Gebieten überlebten, wo wir heute periodische Trockenzeiten antreffen, ähnlich jenen, die wir für das Devon annehmen. Die australische Form *Epiceratodus* kann in sumpfigem Wasser mit Hilfe der Luftatmung überleben; die beiden anderen können sogar das völlige Austrocknen der Gewässer ertragen, indem sie sich eine Höhle in den Schlamm graben, in die sie sich so lange „zurückziehen“, bis die Regenzeit beginnt. Der afrikanische Lungenfisch *Protopterus* ist so abhängig von der Atemluft, daß er ertrinkt, wenn man ihn hindert, von Zeit zu Zeit an die Wasseroberfläche zu kommen. Sowohl Crossopterygier als auch Lungenfische sind Sarcopterygier – gemeinsame Kennzeichen sind u. a. fleischige Flossen und Cosmoidschuppen. Sie unterscheiden sich jedoch, wie bereits erwähnt, in einer Reihe von Merkmalen, ein verbindendes Glied ist nicht bekannt. Die Unterschiede sind groß

genug, daß viele Autoren eine engere Verwandtschaft verneinen und sie als getrennte Unterklassen oder Klassen ansehen. (Einige Untersucher möchten die Fische in mehr als ein Dutzend Klassen einteilen.)

Actinopterygii

Als ancestrale Vorläufer der höheren Vertebraten sind die Sarcopterygii von größerem Interesse; als erfolgreiche Fische sind dagegen die Actinopterygii oder Strahlflosser weitaus wichtiger. Von den Zeiten des Karbons an sind sie die dominierenden Fische gewesen. Im Gegensatz zu vielen Sarcopterygiern besitzen sie keine inneren Nasenöffnungen; die Schuppen waren ursprünglich von ganz anderer Art, und – von wenigen Ausnahmen abgesehen – fehlt ihnen ein fleischiger Abschnitt der Flossen.

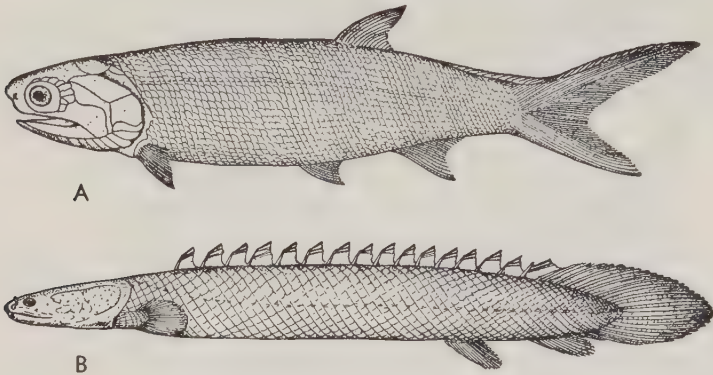


Abb. 32. Primitive Strahlflosser. A *Palaeoniscus*, frühe Form aus dem Paläozoikum; B *Polypterus* (Flösselhecht), rezentere Vertreter der altzeitlichen Palaeoniscoidea mit modifiziertem Flossenbau. (A nach TRAQUAIR; B nach DEAN)

Statt dessen werden die paarigen Flossen von Hautfalten gebildet, die von knöchernen Flossenstrahlen, *Lepidotrichia* (s. S. 175), und im Flossensaum von „Horn“-fäden, *Actinotrichia*, gestützt werden (daher der Name dieser Unterklasse: Actinopterygii). Bei primitiven Strahlflossern, aber nicht bei der Mehrzahl der ausgestorbenen oder der lebenden Formen, war der Schädel wie bei den Crossopterygiern quergeteilt, das Gelenk lag allerdings etwas weiter occipitalwärts.

Die Actinopterygii werden seit langem in drei Gruppen – hier als Überordnungen angesehen – eingeteilt, und zwar (in aufsteigender Ordnung): Chondrostei, Holostei und Teleostei. Die Namen sind, von dem Blickpunkt unserer heutigen Kenntnisse von der Evolution der Strahlflosser aus gesehen, nicht besonders glücklich. Doch behalten wir sie aus Bequemlichkeit bei. Aus jetziger Sicht erscheinen sie alle als „unnatürliche“ Gruppen – als „grades“ (gradus = Stufe, Rang), d. h. als „Organisationsstufen“, und weniger als „clades“ (κλάδος = Zweig, Trieb). Die drei Überordnungen repräsentieren somit die primitive, die mittlere und die fortgeschrittenste Evolutionsstufe.

CHONDROSTEI. Im Paläozoikum sind die Actinopterygii durch zahlreiche Gattungen der Chondrostei, die *Palaeoniscoidea*, vertreten (Abb. 32 A). Dies waren im allgemeinen kleine Fische mit ziemlich aufwärts gezogenem, haiähnlichem Schwanz (heterocercer Typus, s. Abb. 135 A, S. 194) und mit Schuppen, die von einem glänzenden Material, dem Ganoin (s. S. 174), überzogen sind. (Der Ausdruck „Ganoinden“ wird manchmal auf Fische dieser Gruppe angewandt; man sollte ihn aber besser

vermeiden, da damit kritiklos und unterschiedlich irgendwelche altertümlichen Fische mit glänzenden Schuppen bezeichnet werden.) In den frühesten Tagen der Geschichte der Knochenfische im Devon wurden die primitiven Strahlflosser an Zahl durch die Crossopterygier und die Lungenfische übertroffen, aber im späten Paläozoikum waren sie weit zahlreicher als ihre früheren Konkurrenten und bewohnten die damaligen Seen und Flüsse in unermeßlich großer Zahl. Ihre gestaltliche Vielfalt reichte von langen, schlanken, aalähnlichen Fischen bis zu stark abgeplatteten Formen wie den heutigen Engelhaien. In der Trias waren sie noch immer sehr zahlreich vertreten, wurden aber vornehmlich durch evolviere Typen repräsentiert, die einen Übergang zu den Holostei bilden; die Palaeoniscoidea nahmen dann schnell ab und starben vor dem Ende des Mesozoikums aus.

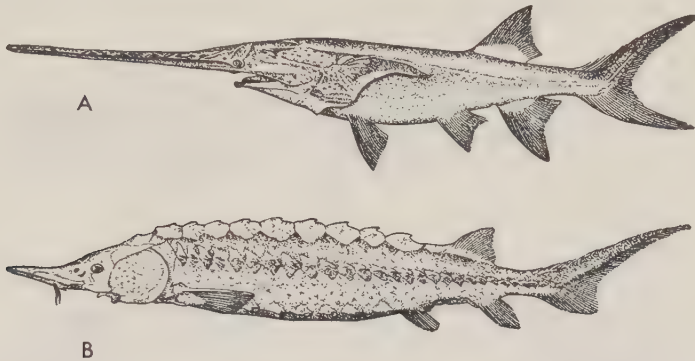


Abb. 33. Chondrostei. A *Polyodon* (Löffelstör) aus dem Mississippi; B *Scaphirhynchus*, aus der Familie der Störe. (Nach GOODE)

Diese primitive Gruppe der Strahlflosser hat sich noch in Form dreier aberranter Typen erhalten. Zwei davon, die auch in Europa beheimateten Störe und die nordamerikanischen Löffelstöre, besitzen eine Reihe ziemlich rückgebildeter Organstrukturen (Abb. 33). Sie haben die Ganoidschuppendecke ihrer Vorfahren verloren. Schuppen können zwar in der Schwanzregion noch vorhanden sein; der Löffelstör, *Polyodon*, hat sonst aber eine ganz nackte Haut, und bei den Stören (z. B. bei *Acipenser*) ist das Schuppenkleid auf einige Längsreihen einfacher Knochenplatten reduziert. Das bei ihren Vorfahren in hohem Maße knöcherne Innenskelet ist nahezu ebenso rückgebildet wie das der Haie und besteht vornehmlich aus Knorpel; kleine Knochenelemente blieben erhalten. Ebenfalls rückgebildet ist auch ihre Ernährungsweise. Sowohl bei den Stören als auch bei den Löffelstören sind die Kiefer schwach. Die Schnauze ist vor der Kieferregion zu einem Rostrum zugespitzt. Mit diesem sensiblen Körperabschnitt stöbern sie die Nahrung vor sich auf. Die Störe strecken das Maul vor und saugen mit dem Wasser die als Nahrung dienenden Kleintiere (u. a. Krebse, Würmer, Weichtiere, kleine Fische) in den Magen, während Löffelstöre kleine Krebse und Plankton durch lange Kiemenfortsätze aus dem Wasser seihen. Lediglich die haiähnliche (heterocerke) Schwanzflosse erinnert an die älteren Palaeoniscoidea.

Den dritten Typus der rezenten Chondrostei bildet *Polypterus* (Abb. 32 B), der Bichir Zentralafrikas, der in der gleichen Umgebung wie *Protopterus*, der Lungenfisch des afrikanischen Kontinents, lebt⁷. Die Flossen sind bei *Polypterus* gegenüber den ancestralen Formen stark abgeändert. Seine Schwanzflosse ist im wesentlichen sym-

⁷ *Calamoichthys* ist eine nahe verwandte Form, aber von etwas längerer, aalähnlicher Gestalt und lebt in dem gleichen Gebiet. Die Angaben für *Polypterus* gelten im allgemeinen auch für *Calamoichthys*.

metrisch; die Rückenflosse ist in einer Reihe kleiner, segelähnlicher Gebilde aufgeteilt (was sein wissenschaftlicher Name bereits ausdrückt), und die paarigen Flossen sind, ganz unähnlich denen irgendwelcher eigentlicher Actinopterygier, vorwiegend fleischig. Einzig dastehend unter den Actinopterygiern ist auch die Tatsache, daß *Polypterus* typische (wenn auch einfache) Lungen aufweist, während die anderen Strahlflosser an deren Stelle eine Schwimmblase (s. S. 325) besitzen, die selten Atmungsfunktion hat und zumeist zu einem hydrostatischen Organ geworden ist. Das Riechorgan von *Polypterus* ist – im Vergleich zu anderen Actinopterygiern, ja zu allen anderen Wirbeltieren mit Ausnahme der rezenten Coelacanthier – völlig abweichend gestaltet.

Wegen der Ausbildung der Lungen und der fleischigen paarigen Flossen wurde *Polypterus* lange Zeit als Crossopterygier angesehen. Ein näheres Studium zeigt jedoch, daß dies unrichtig ist. Wahrscheinlich besaßen alle primitiven Knochenfische



Abb. 34. Holostei. A *Lepisosteus* (Knochenhecht); B *Amia* (Schlammfisch). Beide sind Süßwasserbewohner Nordamerikas und stellen die einzigen überlebenden Formen der den Teleostei vorausgegangenen Gruppe der Holostei dar. (Nach GOODE)

Lungen. Sie mögen bei *Polypterus* erhalten geblieben sein, weil diese Form unter ähnlichen besonderen Bedingungen periodische Trockenzeiten überlebt hat wie die Lungenfische. Die Flossen unterscheiden sich jedoch in ihrem Aufbau eindeutig von denen der Crossopterygier, wenngleich sie einen fleischigen Abschnitt aufweisen. Die Anatomie des Tieres stimmt als Ganzes gesehen eher mit dem Bau der Actinopterygier denn mit dem der Sarcopterygier überein. Die Schuppen sind echte Ganoidschuppen und stehen in scharfem Gegensatz zu denen der Sarcopterygii. *Polypterus* darf wohl als ein in gewissem Maße modifizierter Abkömmling der alttümlichen Palaeoniscoidea gedeutet werden, wenngleich nicht alle Untersucher mit dieser Interpretation übereinstimmen. Manche ordnen ihn sogar einer eigenen Unterklasse oder Klasse zu.

HOLOSTEI. Auf die Chondrostei folgten als dominante Fische im mittleren Mesozoikum die Holostei. Bei ihnen ist der alte, lange, aufwärts gerichtete, haiähnliche Schwanz verkürzt, die Mundspalte wurde ebenfalls reduziert, und die Schuppen begannen in vielen Fällen ihren glänzenden Ganoinüberzug zu verlieren. Zur gleichen Zeit trat noch eine andere Entwicklungstendenz hervor: Die Strahlflosser drangen allmählich in großer Zahl in die Meere vor. Die Evolution der Actinopterygier scheint sich vom Jura an vornehmlich in den Ozeanen vollzogen zu haben. Die ozeanischen

Holosteer jedoch sind ausgestorben (die Gruppe wurde bereits in der Kreidezeit selten), und die beiden einzigen überlebenden Vertreter sind Süßwasser-Formen. Die *Knochenhechte* (es sind mehrere Arten der Gattung *Lepisosteus*, früher *Lepidosteus*, bekannt; Abb. 34 A) sind schnellschwimmende Fische, in mancher Hinsicht durchaus repräsentativ für die ancestralen Holostei, jedoch spezialisiert im Hinblick auf die verlängerten Kiefer, deren Ausbildung im Zusammenhang mit der räuberischen Lebensweise erfolgt. Einen etwas höher entwickelten Typ stellt *Amia* (Schlammfisch, Abb. 34 B) dar, ein Bewohner der Seen und der Flüsse des amerikanischen Mittelwestens und Südens. Bei diesen Holosteern ist das innere knöcherne Skelet nicht völlig rückgebildet, doch hat *Amia* den Ganoinüberzug der Schuppen verloren, und der Schwanz ist dem der Teleosteer sehr ähnlich.

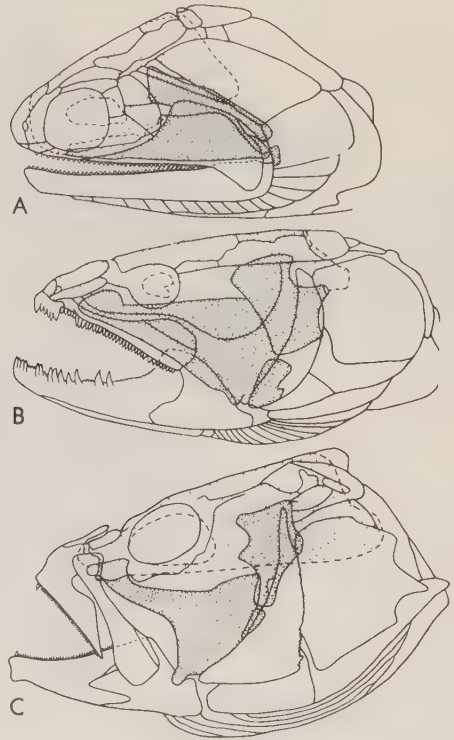


Abb. 35. Schematische Darstellung von Actinopterygierschädeln, Seitenansicht. A *Pteronisculus* (Palaeoniscoidea); B *Amia* (Holostei); C *Epinephelus* (Teleostei). Neurocranium: locker punktiert; Aufhängung des Unterkiefers und Gaumen: dicht punktiert. Das Hyomandibulare behält mit dem „oberen“ Ende seine Lage im Ohrbereich des Hirnschädels bei, während sich das „untere“ Ende mit der Verkürzung der Kiefer zunehmend nach unten und vorn verlagert. Gleichzeitig werden die Skeletelemente am rostralen Schädelbereich aus dem geschlossenen Knochengefüge „befreit“. (Nach SCHAEFFER und ROSEN)

TELEOSTEI. Die Teleosteer bilden, wie der Name besagt, die Endgruppe der Strahlflosser und sind die dominierenden Fische der heutigen Welt. Sie scheinen in den Ozeanen des Mesozoikums aus den Holostei hervorgegangen und traten vor dem Ende der Kreidezeit als die am stärksten aufblühende Gruppe der Fische an deren Stelle. Bei den Teleosteern wurde der ursprünglich haiähnliche Schwanz reduziert, und die Schwanzflosse erscheint äußerlich symmetrisch, obwohl die Wirbelsäule im Schwanzbereich etwas dorsal umbiegt (s. Abb. 122, S. 184). Die paarigen Flossen sind klein; die Brustflossen treten aus der seitlichen Körperwand heraus und können als wirksame Bremsen funktionieren. Die Bauchflossen sind weit nach vorn gerückt. Die Schuppen lassen jede Spur ihrer ursprünglichen, glänzenden Ganoinbedeckung vermissen und sind im allgemeinen dünne, biegsame Knochenplättchen.

Die grundlegenden Konstruktionsänderungen der Actinopterygier, denen sie mit hoher Wahrscheinlichkeit ihren großen Erfolg verdanken, betreffen die Mechanismen

der Lokomotion und der Nahrungsaufnahme. Die Umgestaltung des Schwanzes haben wir bereits erwähnt, die Veränderungen im Kieferbereich sind vielschichtiger (Abb. 35). Während der Evolution der Strahlflosser verkürzten sich allmählich die Kiefer. Gleichzeitig begann sich das Hyomandibulare mit seinem „unteren“ Ende ventral- und rostralwärts zu drehen, und die anderen Bauelemente, die ebenfalls zur „Aufhängung“ der Kiefer am Neurocranium beitragen, verlagerten sich entsprechend. So ist das vom Hirnschädel abgekehrte Ende des Hyomandibulare auf der Stufe der Chondrostei noch ventrocaudal gerichtet, zielt bei den Holostei ventralwärts und blickt bei den Teleostei nach ventrorostral. In Verbindung mit dieser Umlagerung löste sich das Maxillare aus dem Gefüge der Knochen des Schädeldaches. Es liegt nicht

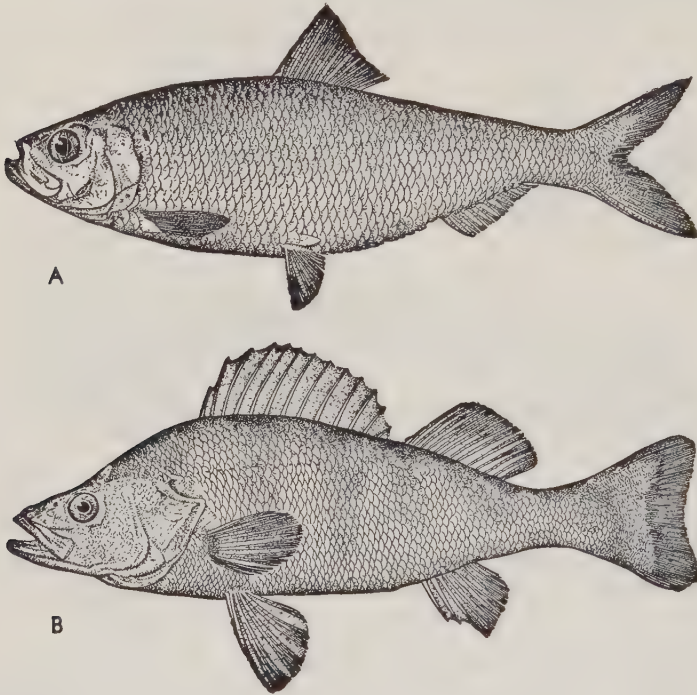


Abb. 36. Teleostei. A *Clupea* (Hering), primitiver Teleosteer; B *Perca* (Barsch) aus der Familie der Stachelflosser, evoluiertem Teleosteer. (Nach GOODE)

mehr unmittelbar im oberen Schenkel des Kieferöffnungswinkels, sondern bildet einen Hebel, der sich um seine rostrale Anheftungsstelle drehen kann. Bei den meisten Teleosteen wird auch das Praemaxillare isoliert beweglich, so daß sich der Oberkiefer nach vorn schiebt, wenn der Mund geöffnet wird (z.B. beim Goldfisch gut zu beobachten). Parallel zur Umgestaltung des Schädelskelets erfolgten bedeutsame Umänderungen der Kiemenbogenmuskulatur, die sich ausdehnte und stärker differenzierte. Als Endergebnis resultiert ein Kieferapparat, der zur Aufnahme nahezu jeder denkbaren (und sogar mancher unvorstellbaren) Nahrung geeignet ist.

In den Ozeanen machen die Teleostei (trotz des Vorkommens von Haien und Rochen) die überwiegende Mehrheit aller Fisch-Bewohner aus. Sie sind in jeden nur möglichen marinen Lebensraum vorgedrungen, von der Strandzone bis zu den grundlosen Tiefen. Ferner bilden sie im Süßwasser nahezu die gesamte Fischpopulation. Die Teleosteer sind ohne Frage die zahlreichsten Vertebraten. Man schätzt sie

auf ungefähr 20 000 verschiedene Arten, und die Zahl der Individuen einer einzigen Species – des gewöhnlichen Herings – liegt wahrscheinlich in der Größenordnung von einer Million Billionen! Die blühende Entwicklung der Teleosteer beruht zu einem Teil auf der vorteilhaften Organisation ihres Körpers, ist aber sicher nicht zum geringsten Teil auf ihre außerordentliche Fruchtbarkeit zurückzuführen. Die heute lebenden Knochenfische anderer Gruppen legen nur eine bescheidene Anzahl Eier ab; unter den Teleosteen jedoch kann z. B. der Hering in einer einzigen Saison 30 000 Eier legen, und ein Kabeljauweibchen bringt schätzungsweise 9 000 000 Eier hervor. Das einzelne Individuum zählt wenig; nur zwei Eier müssen sich zu geschlechtsreifen Tieren entwickeln, um die Zahlenkonstanz der Art zu erhalten. Wegen ihrer übergro-

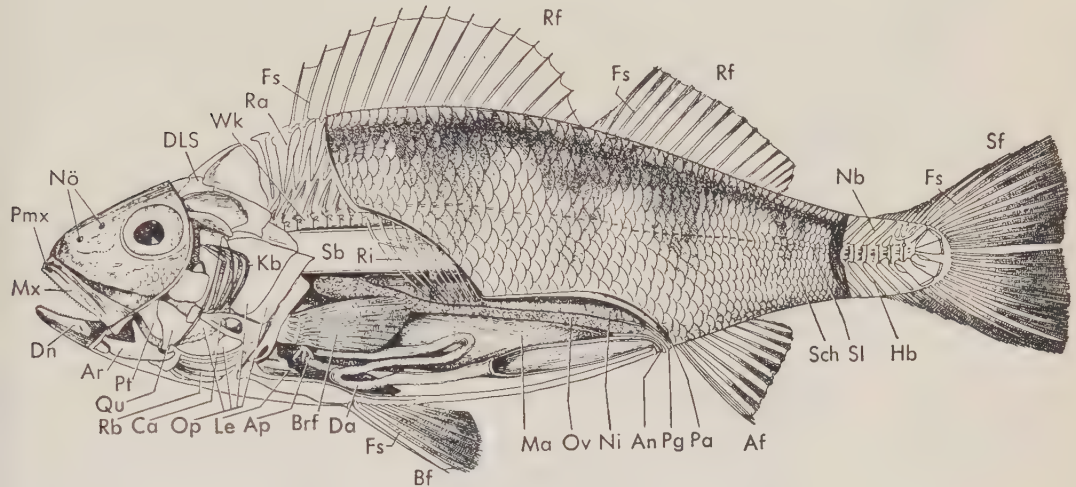


Abb. 37. Seitenansicht eines Teleosteeers, *Perca fluviatilis*. Verschiedene Körperabschnitte anpräpariert, Enddarm eröffnet. Abk.: Af Analflosse; An Anus; Ap Appendices pyloricae; Ar Articulare; Bf Bauchflosse; Brf Brustflosse; Ca Conus arteriosus (Bulbus arteriosus); Da Darm; DLS dorsale Leiste des Schädels; Dn Dentale; Fs Flossenstrahlen; Hb Hämbogen (im Schwanzbereich zu den Hypuralia vergrößert); Kb Kiemenbogen; Le Leber; Ma Magen; Mx Maxillare; Nb Neuralbogen; Ni Niere; Nö vordere und hintere Nasenöffnung; Op Opercularia; Ov Ovar; Pa Porus abdominalis; Pg Porus genitalis; Pmx Praemaxillare; Pt Pterygoid; Qu Quadratum; Ra Flossenradial; Rb Rami branchiostegi; Rf Rückenflossen; Ri Rippen; Sb Schwimmbase; Sch Schuppen; Sf Schwanzflosse; Sl Seitenlinie; Wk Wirbelkörper (Centra). (Aus DEAN)

ßen Zahl bilden die Teleosteer eine Hauptquelle der menschlichen Ernährung, die uns in einer wohlschmeckenden und bekömmlichen Form die organischen Bestandteile des Ozeans nutzbar macht, die besonders reichlich an den verhältnismäßig seichten, den Festlandsküsten vorgelagerten „Bänken“ vorhanden sind, wo die Hauptplätze der Fischerei liegen.

Lachs und Forelle sowie die Heringe und die ihnen nahestehenden Formen (Abb. 36 A) stellen eine primitive Gruppe der Teleosteer dar. Karpfen und Katzenfische (Welse) sind charakteristische Vertreter einer größeren Süßwasser-Gruppe der Teleosteer. Progressive und artenreiche Teleosteer, aber zumeist alles marine Formen, sind die Stachelflosser (Acanthopterygier) – der Barsch (Abb. 36 B; 37) ist ein typischer Repräsentant der Süßwasserfische dieser Gruppe –, bei denen zumindest Teile der Flossen durch kräftige Stacheln gestützt werden anstatt durch weichere Flossenstrahlen.

Die Teleosteer sind die am stärksten wandlungsfähigen Vertebraten. Sowohl bei den niederen als auch bei den höheren Gruppen der Teleostei hat sich eine große Vielgestaltigkeit der äußeren Körperformen herausgebildet, von der einige Beispiele in Abb. 38 dargestellt sind. Ebenso verschiedenartig sind ihre Lebensgewohnheiten. Hinsichtlich der Nahrung reichen sie von Fressern mikroskopisch kleiner Pflanzenteilchen bis zu räuberischen Formen, die andere Fische angreifen. Obwohl sie nicht erfolgreich auf das Land oder in den Luftraum vorgedrungen sind, können – in größerer Zahl als erwartet – Teleosteer, wie der Kletterfisch, *Anabas testudineus*, auf den kräftigen Flossenstacheln an Land klettern oder, wie die „fliegenden Fische“, über das Wasser gleiten.

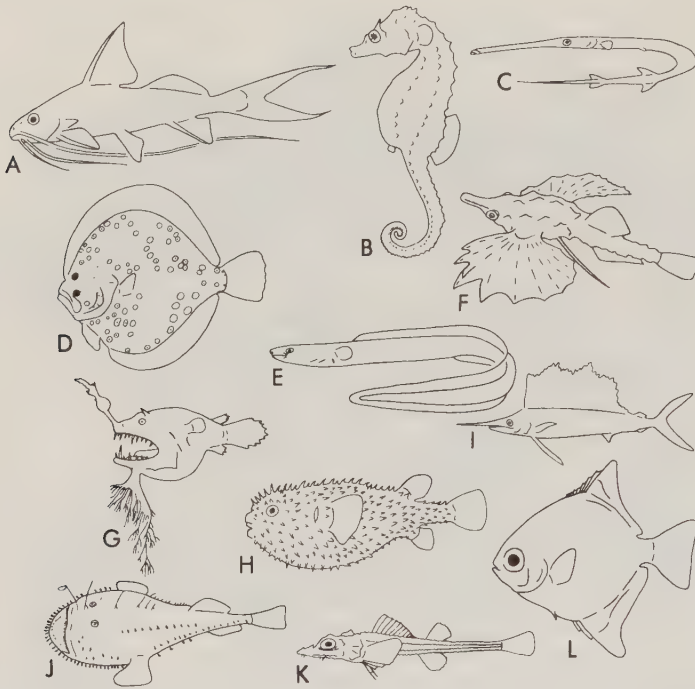


Abb. 38. Umrisszeichnungen einiger Teleostei zur Demonstration der Formenvielfalt dieser evoluierten Gruppe der Fische. Um interessierten Lesern weitere Studien in dieser Richtung zu ermöglichen, sind nachfolgend die Bezeichnungen der Familien angegeben, denen die dargestellten Formen zugehören. A Pimelodidae; B Syngnathidae; C Fistulariidae; D Scopthalmidae; E Congridae; F Pegasidae; G Linophrynidae; H Diodontidae; I Istiophoridae; J Lophiidae; K Agonidae; L Monodactylidae. (Nach GREENWOOD u. a.)

Bei jeder vergleichenden Betrachtung der Wirbeltieranatomie und -physiologie, in welche die Teleostei einbezogen werden, muß man die geschichtlichen Wandlungen ihrer Lebensweise und ihrer Umweltbeziehungen berücksichtigen. Da die Landwirbeltiere von Süßwasserfischen abstammen, ist man geneigt, anzunehmen, daß Bau-merkmale oder Funktionen, die wir bei Süßwasser-Teleosteen beobachten, charakteristisch für jene sind, die bei den Vorfahren der Tetrapoden vorhanden waren. Doch müssen wir daran denken, daß unsere „gewöhnlichen“ Fische zu einem ganz anderen Zweig der Fischfamilie gehören als jene Formen, aus denen die Landwirbeltiere hervorgegangen sind. Man darf ferner nicht vergessen, daß die heutigen Süßwasser-Teleosteer mit aller Wahrscheinlichkeit nicht beständig Bewohner dieses Lebensrau-

mes seit den frühen Tagen der Fisch-Geschichte waren. Zwischen jener fernen Zeit und der Gegenwart war gewiß eine lange Phase marinen Lebens eingeschoben.

Amphibien

Vielleicht das größte Wagnis, das die Vertebraten in ihrer langen Geschichte eingingen, war die Entwicklung der Vierfüßigkeit beim Vordringen auf das Land – ein Schritt, der wesentliche funktionelle Änderungen einschloß und zu tiefen strukturellen

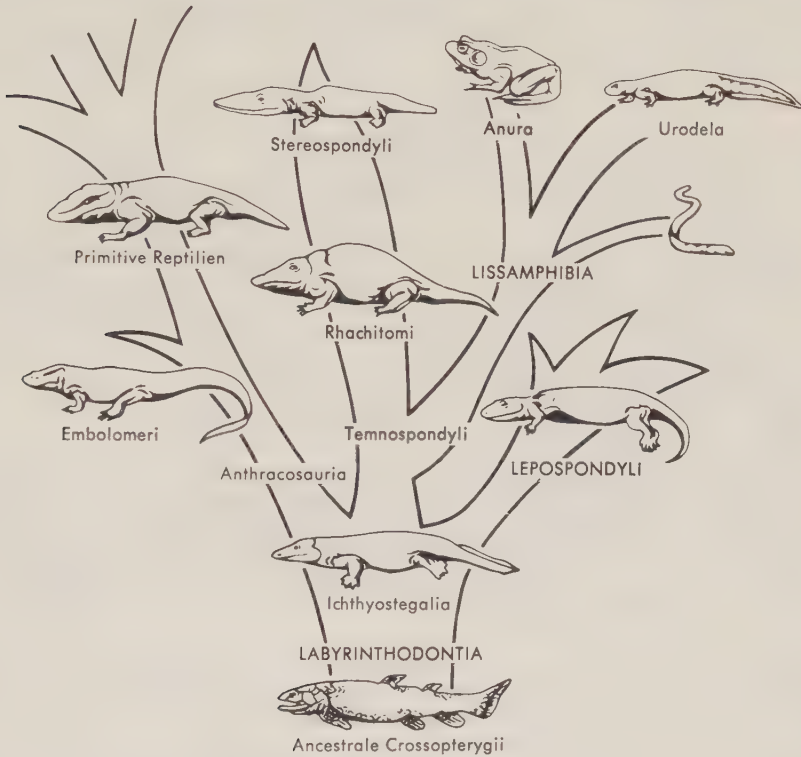


Abb. 39. „Stammbaum“ der Amphibien. Die überlebenden Gruppen sind auf der rechten Seite angeordnet. Sie haben wahrscheinlich einen gemeinsamen Ursprung im späten Paläozoikum aus temnospondylen Labyrinthodontiern, doch ist dies nicht eindeutig gesichert. Das Diagramm zeigt die am meisten wahrscheinlichen Abstammungsverhältnisse.

len Umwandlungen führte. Der Wechsel von der schwimmenden zur quadrupeden Fortbewegung und von der Kiemenatmung zur Dominanz der Lungenatmung sind die augenfälligsten Veränderungen, die bei diesem Schritt notwendig waren. Eine eingehende Analyse zeigt jedoch, daß er funktionelle und strukturelle Umwandlungen in fast jedem Organ oder Organsystem des Körpers erforderte.

Die unterste Gruppe der Landvertebraten ist die Klasse Amphibia, deren rezente Vertreter in drei Ordnungen (Abb. 39) eingeteilt werden: Frösche und Kröten (Anura); Molche und Salamander (Schwanzlurche, Urodela); fußlose Blindwühlen (Gymnophiona, Apoda). Am weitesten verbreitet sind die Anuren, die uns aus den gemäßigten Zonen wohl bekannt und in den Tropen in großer Mannigfal-

tigkeit vertreten sind. Ihre Besonderheit liegt in der springenden Bewegungsweise, die zu manchen Veränderungen ihres Körperbaues, vor allem des Skeletsystems, geführt hat.

Die Schwanzlurche sind verborgen lebende, aber keineswegs seltene Bewohner feuchter Gebiete der gemäßigten Zone. In ihrem Äußeren ähneln sie den ancestralen Amphibien, die als erste aus den ancestralen Fischen hervorgingen. Sie besitzen einen mäßig langen, aber kräftig gebauten Körper mit einer starken Rumpfmuskulatur und einen gut entwickelten Schwanz, der beim Schwimmen mithilft. Die unpaaren medianen Flossen der Fische sind verschwunden, und die paarigen Flossen haben sich zu typischen Landgliedmaßen entwickelt, dem Kennzeichen der Tetrapoden. Die Gymnophiona (Apoda) werden vielen Lesern dieses Buches nicht näher vertraut sein, denn sie schließen nur wenige Gattungen kleiner, blinder, grabender Formen ein, die Regenwürmern ähnlich sind.

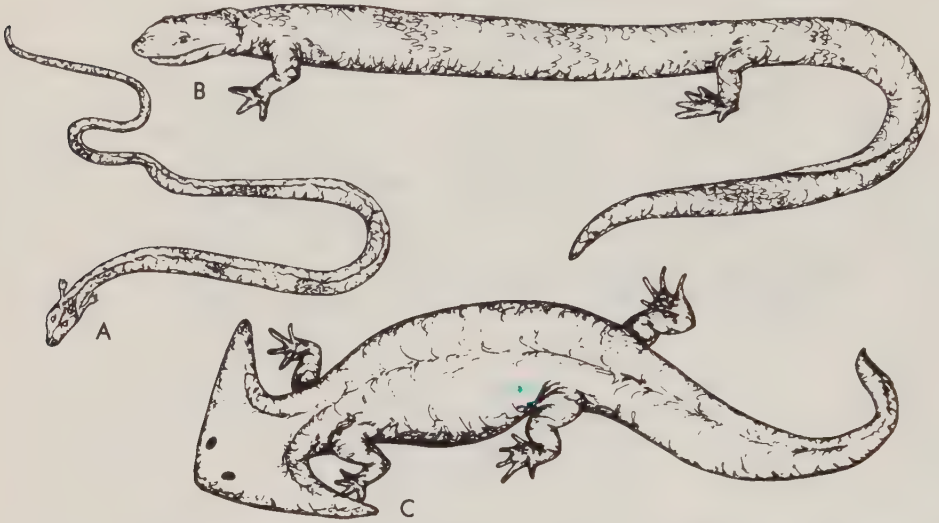


Abb. 40. Ausgestorbene lepospondyle Amphibien. A *Dolichosoma*, Ordnung Aistopoda; B *Cardiocephalus*, Ordnung Microsauria; C *Diplocaulus*, Ordnung Nectridea. Alle waren kleine, mehr oder weniger salamanderähnliche Formen aus den Sümpfen des oberen Paläozoikums. (A nach ŠPINAR und BURIAN; B nach GREGORY u. a.; C nach COLBERT)

Bei den Schwanzlurchen und auch bei den beiden anderen rezenten Ordnungen der Amphibien finden wir verschiedene Baueigentümlichkeiten, welche die Merkmalsunterschiede zwischen Crossopterygiern und höheren Landwirbeltieren überbrücken. Morphologie und Physiologie der Amphibien sind daher für vergleichende Studien von wesentlicher Bedeutung. Doch ist eine gewisse Vorsicht angebracht. Frösche, Schwanzlurche und Blindwühlen sind zwar Amphibien, und die Amphibien sind die primitivste Klasse der Tetrapoden; wir dürfen jedoch nicht den falschen Schluß ziehen, daß diese heutigen Amphibien wirklich primitive Tetrapoden seien. In den rezenten Ordnungen ist das Skelet rückgebildet, das knöcherne Schädeldach beträchtlich reduziert. Eine Tendenz, larvale Knorpel Elemente beizubehalten, tritt vor allem bei den Urodelen hervor. Insgesamt ist der Aufbau der Wirbel außerordentlich verschieden vom Bauprinzip der Wirbel wahrhaft ancestraler Landwirbeltiere, und die starke Verkürzung des Rumpfes sowie die Reduktion des Schwanzes bei den Anuren lassen ein hohes Maß an Spezialisierung erkennen. Die Gliedmaßen der Molche

scheinen nicht allzu abweichend gebaut, bei den Fröschen sind sie dagegen sicherlich in hohem Maße modifiziert. Auch für die Weichteilanatomie bestehen Anzeichen, wenngleich keine Gewißheit, daß bei den heutigen Ordnungen viele Merkmale in gleicher Weise abgewandelt sind. Ein Frosch ist in jeder Hinsicht in seinem Körperbau von den ältesten Landwirbeltieren genauso weit entfernt wie der Mensch, und selbst ein Salamander muß in dieser Hinsicht mit Argwohn betrachtet werden.

Nach den wirklichen Vorfahren der gesamten landbewohnenden Vertebraten müssen wir in fossilen Ablagerungen des späten Paläozoikums suchen, wo im Karbon und frühen Perm zahlreiche und verschiedene Amphibien von primitiverem Typ lebten. Zwei Hauptgruppen ließen sich damals unterscheiden.

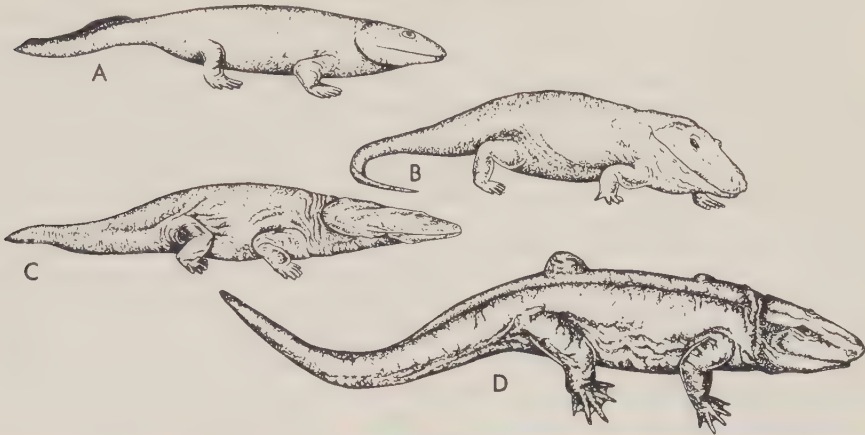


Abb. 41. Labyrinthodonte Amphibien. A *Ichthyostega*, frühester bekannter Tetrapode aus dem Devon Grönlands, Mitglied der *Ichthyostegalia*; B *Eryops*, „typischer“ Vertreter der Temnospondyli; C *Metoposaurus*, fortgeschrittener und vollständig aquatiler Temnospondyle; D *Diplovertebron*, früher Anthracosaurier. Die Labyrinthodontier waren eine vielgestaltige Gruppe primitiver Amphibien. Viele von ihnen waren größer und reptilähnlicher als die kleinen und „degenerierten“ rezenten Amphibien. (A und D nach Špinar und BURIAN; B nach ROMER; C nach FENTON und FENTON)

Eine Gruppe umfaßte eine Reihe kleiner Tiere, die Lepospondyli, deren kennzeichnendstes Merkmal die hohlen, zylinderförmigen Wirbelkörper sind. In Wirklichkeit waren die Lepospondylen sehr verschieden gestaltet (Abb. 40) und dürften kaum näher miteinander verwandt gewesen sein. Wir unterscheiden vier Ordnungen (andere Autoren teilen stärker auf, andere weniger). Die *Aistopoda* bestanden aus einigen wenigen völlig extremitätenlosen Formen mit einem länglichen, schlangengleichen Körper. Obwohl sie in der Fossilgeschichte sehr früh auftreten, handelt es sich eindeutig um hochspezialisierte Lepospondyli. Die Mitglieder der Ordnung *Nectridea* sahen den Salamandern ziemlich ähnlich. Die meisten erscheinen „normal“ gebaut, aber einige wiesen eine bizarre Kopfform auf, da der Schädel an der Grenze von Hinter- und Seitenrand jederseits zu einem „Horn“ ausgezogen war. Alle *Nectridea* besaßen recht wunderbar geformte und leicht zu erkennende Wirbel. Die *Microsauria* bildeten eine andere Gruppe verschieden gestalteter, im Prinzip salamanderähnlicher Tiere. Von manchen Autoren werden ihnen die hier als eigene Ordnung geführten *Lysorophia* zugerechnet, die semiaquatil lebten und deren Gliedmaßen rückgebildet waren. Es scheint allerdings wahrscheinlich, daß die älteren Lepospondyli trotz ihrer Altertümlichkeit einen, wenn auch frühen Seitenzweig vom Hauptstamm der Landwirbeltiere darstellten.

Die Landwirbeltiere wurzelten vermutlich in einer zweiten frühen Amphibien-

gruppe, den Labyrinthodontia (Abb. 41). Diese unterschiedlich großen Tiere waren im allgemeinen beträchtlich größer als die gleichzeitig lebenden Lepospondyli, einige erreichten die Ausmaße der Krokodile. Die Konstruktion der Wirbel bildet auch hier ein kennzeichnendes Merkmal; von diesem Bautypus könnten sich unschwer die Wirbel der Reptilien und der höheren Vertebraten abgeleitet haben (s. Abb. 118, S. 181; Abb. 119, S. 182). Abgesehen von dem Fehlen der medianen Flossen und der Ausbildung kurzer, aber kräftiger Beine, die aus den paarigen Flossen hervorgegangen sind, stimmen die frühen Labyrinthodontier, die *Ichthyostegalia* aus dem obersten Devon, hauptsächlich aus Grönland, in vielen Baueigentümlichkeiten mit den Crossopterygiern weitgehend überein, von denen sie abstammen. Sie waren die ersten Vertebraten, die an Land gingen.

Im späten Paläozoikum erlebten die Labyrinthodontia ihre Blütezeit. Die *Temnospondyli* bildeten eine bedeutsame Gruppe dieser Unterklasse und traten in großer Zahl und Formenmannigfaltigkeit auf. Zu ihnen gehörten sowohl semiaquatile Arten, vergleichbar den Krokodilen, als auch mehr terrestrisch lebende Tiere, ähnlich großen, plumpen Eidechsen. Sie überlebten in Gestalt degenerierter, rein wasserlebender Formen mit abgeplattetem Körper und kleinen Gliedmaßen bis in die späte Trias. Weniger reich vertreten und stärker eingeschränkt in der Zeit ihres Auftretens, aber außerordentlich wichtig für die Stammesgeschichte, waren die *Anthracosauria*. Zu ihnen gehörten Formen, die hinsichtlich der Skeletstruktur den Reptilien außerordentlich nahe kamen. Aus dieser Ordnung der Labyrinthodontier gingen im späten Karbon die ersten Reptilien hervor. Vertreter dieser Gruppe werden oft als „typische primitive Tetrapoden“ dargestellt (wie z. B. in Abb. 166, S. 226, und im Begleittext).

Aus welcher Gruppe haben sich die drei „modernen“ Amphibienordnungen entwickelt? Dies ist ein noch ungelöstes Problem. Der erste „Vor“frosch ist in der Trias nachweisbar, und typische, wenn auch ziemlich primitive Anuren sind im Jura vorhanden. In der letztgenannten Periode werden auch die ersten Urodelen gefunden. Für die Gymnophionen gibt es keine fossilen Belege (außer Wirbelfunden aus dem Tertiär). Der Körperbau läßt bei modernen Amphibienordnungen keine sicheren Anhaltspunkte für ihren Ursprung entweder aus den Labyrinthodontia oder aus den Lepospondyli erkennen. Die Anpassungen, die wir bei Anuren und Urodelen beobachten, sind so divergent, daß viele Untersucher an eine getrennte Entstehung im Paläozoikum und eine gesonderte Entwicklung glaubten. Neuerdings wurde jedoch eine Reihe von bezeichnenden Gemeinsamkeiten, u. a. im Bau des Hörorgans und in der Dentition, aufgedeckt. Diese Befunde lassen trotz der späteren Divergenzen daran denken, daß die drei rezenten Ordnungen einen gemeinsamen Ursprung hatten – am wahrscheinlichsten, wenn auch recht ungewiß, aus den temnospondylen Labyrinthodontiern. Sie können daher in einer Unterklasse der Amphibien, den *Lissamphibia*, zusammengefaßt werden, die im Rang den Labyrinthodontia und den Lepospondyli gleichwertig ist.

Die Entwicklung der frühen Landwirbeltiere ist oft als Folge eines „Dranges“ ihrer Fischvorfahren nach einer terrestrischen Lebensweise „erklärt“ worden. Eine solche Vorstellung ist natürlich unsinnig; die Entstehung der allerersten Amphibien, die imstande waren, an Land zu gehen, muß im wesentlichen als glücklicher Zufall angesehen werden. Die Amphibien scheinen sich aus den Crossopterygier-Ahnen gegen Ende des Devons entwickelt zu haben, einem Zeitalter, in dem anscheinend auf dem größten Teil der Erde periodische Trockenzeiten auftraten. Die Lungen, die bereits bei ancestralen Fischen vorhanden waren, stellen eine ausgezeichnete Anpassung an die Bedingungen dar, die sich in stagnierenden Gewässern bieten. Dagegen wird ein typischer Fisch unbeweglich und muß sterben, wenn ein Fluß oder ein Teich völlig austrocknet. Eine Weiterentwicklung der bereits bei den Crossopterygiern ausgebildeten fleischigen Flossen gibt dem glücklichen Besitzer die Chance, im

Flußbett auf- und abwärts zu kriechen (anfänglich sicherlich unter großen Mühen und beträchtlicher Anstrengung) und versetzt ihn in die Lage, eine übriggebliebene Wasserstelle zu erreichen, wo er sein normales Fischdasein wiederaufnehmen kann.

Die Beine, das kennzeichnende Merkmal der Tetrapoden, mögen so anfänglich nur eine zusätzliche Anpassung für eine aquatile Lebensweise gewesen sein. Die ersten Amphibien waren wenig mehr als vierfüßige Fische. Ein Leben an Land wäre ihren Gedanken, so sie welche gehabt hätten, völlig fern gewesen; denn die frühen Amphibien waren Fleischfresser, und bevor sich die Insekten im späten Karbon weit verbreitet hatten, gab es für ein Amphib an Land sehr wenig zu fressen. Wahrscheinlich begannen ihre Nachkommen erst nach einem langen Zeitraum die Möglichkeiten zu erkunden, die ein Dasein auf dem Lande bietet, das ihnen durch die neue Lokomotionsfähigkeit erschlossen wurde. Selbst bis heute haben wenige ihrer Nachfahren, die Amphibien geblieben sind, diese Möglichkeiten voll ausgeschöpft.

Der Name Amphibium weist auf die doppelte Lebensweise hin, die viele Mitglieder dieser Klasse auszeichnet. Einige Kröten verbringen den größten Teil ihres Lebens auf dem trockenen Land, die meisten Amphibien wagen sich jedoch nicht weit von den Flußufern weg, und einige rezente Formen sind gleich ihren Vorfahren noch vornehmlich wasserlebend. Der Entwicklungsmodus der typischen Amphibien, wie ihn uns Frösche und Kröten der gemäßigten nördlichen Zone darbieten, ist praktisch noch der gleiche wie bei den ancestralen Fischen. Die Eier werden im Wasser abgelegt und entwickeln sich hier zu wasserlebenden, kiemenatmenden Kaulquappen. Erst wenn sie sich der adulten Größe nähern, ersetzen die Lungen die Kiemen, entwickeln und vervollkommen sich die Extremitäten und wird ein terrestrisches Leben möglich. Ein Amphib ist an das Wasser gekettet durch den Modus seiner Entwicklung und die Notwendigkeit, von Zeit zu Zeit zum Zwecke der Fortpflanzung zu diesem Element zurückzukehren. Obwohl zahlreiche rezente Amphibien eine Vielheit von Anpassungen entwickelt haben, um diesen Verwicklungen zu entgehen, so war keiner Form ein solch vollständiger Erfolg beschieden, daß eine völlig terrestrische Lebensweise möglich wurde. Dagegen haben einige Urodelen gleichsam diesen Versuch aufgegeben. Der amerikanische Furchenmolch, *Necturus maculosus*, oder der europäische Grottenolm, *Proteus anguinus*, gehen zum Beispiel in keinem Entwicklungsstadium an Land, behalten die äußeren Kiemen und die Wasseratmung bei und geben somit, als Ausdruck einer Neotenie, im wesentlichen larvale Verhältnisse wieder.

Reptilien

Die Reptilien stellen die Nachfahren der altertümlichen Amphibien dar, die das Problem der Fortpflanzung (auf dem Lande) glücklich lösten und so zu den ersten völlig terrestrisch lebenden Vertebraten wurden. Die „Erfindung“ des Amnioteneies (mit den damit zusammenhängenden Entwicklungsprozessen; s. Kapitel 5) ist das am meisten kennzeichnende Merkmal, das die Reptilien von den Amphibien unterscheidet.

Das Reptilienei wird an Land gelegt; so werden irgendwelche Anpassungen an das Wasserleben sowohl im embryonalen als auch im adulten Stadium unnötig. Der Eityp ist uns von den Abkömmlingen der Reptilien, den Vögeln, bekannt. Die Schale gewährt Schutz. Ein großer Dottervorrat liefert reichlich Nährmaterial. Ein Reptil-embryo erreicht somit bis zum Schlüpfen eine gewisse Größe und Reife. Das frisch geschlüpfte Junge ist – anders als die Kaulquappe – bereits eine Miniaturausgabe des adulten Tieres, so daß eine Nahrungssuche im Stadium der Unreife nicht erforderlich wird (augenscheinlich kann dieser einleuchtende Vorteil wieder aufgegeben werden – wie die Vögel in ihrer Mehrzahl erkennen lassen). Von den innerhalb der Eischale

gebildeten Embryonalhüllen umschließt eine äußere Hülle sowohl Embryo als auch Dottersack. Eine zweite Eihülle bildet einen der Lunge entsprechenden Atmungsapparat, der den durch die Eischale eindringenden Sauerstoff absorbiert. Eine dritte Eihaut (das Amnion, von dem der Eitypus seinen Namen erhalten hat) schließt den sich entwickelnden Embryo in einen flüssigkeitsgefüllten Raum ein – eine Art Miniaturausgabe des ancestralen Teiches. Die Ausbildung dieses neuen Eitypus ist als Fortschritt für die spätere Höherentwicklung der Landwirbeltiere so bedeutungsvoll, daß – wie bereits erwähnt – die Reptilien zusammen mit den von ihnen abstammenden Vögeln und den Säugetieren oft als Amnioten zusammengefaßt werden.

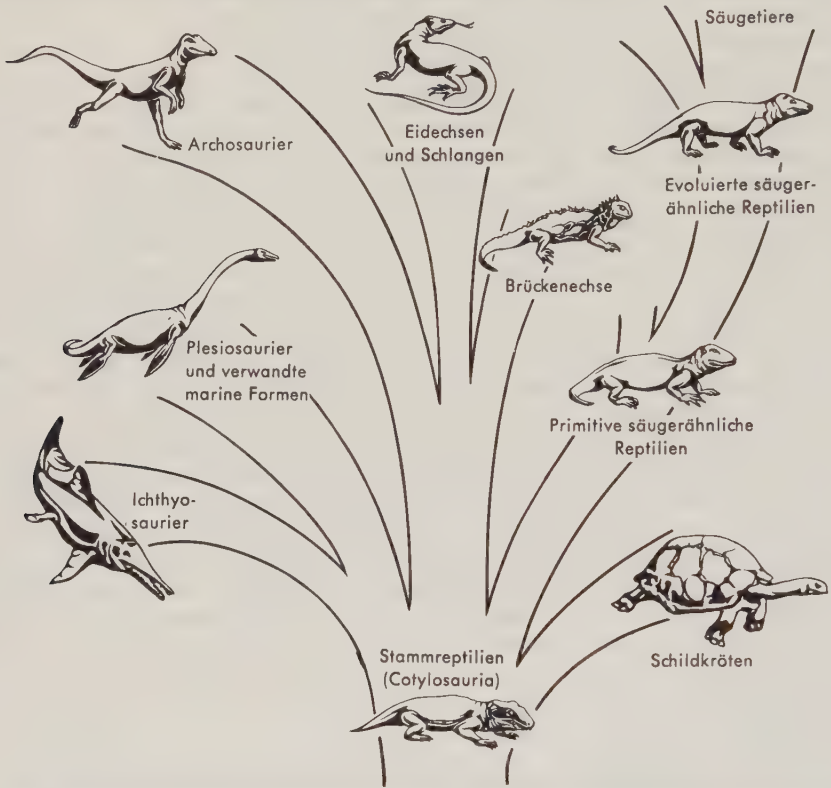


Abb. 42. Vereinfachter Stammbaum der Reptilien (die von den Archosauria ausgehenden Entwicklungslinien sind in Abb. 47, S. 82, detaillierter dargestellt). (Nach ROMER)

Möglicherweise glichen die ältesten Reptilien in ihrem Habitus noch Amphibien, und die „Erfindung“ des Amnioteneies ist lediglich ein – wenn auch zu einem besseren Ergebnis führender – Parallelversuch zu anderen Anpassungsvorgängen, die wir bei rezenten Amphibien beobachten. Die Eihüllen entzogen den sich entwickelnden Embryo den Gefahren, die von der Trockenheit und den in ancestralen Gewässern lebenden Feinden ausgingen. Größere Wahrscheinlichkeit hat jedoch die Annahme, daß die ersten Reptilien „richtige“ kleine Landtiere waren, die – um einen Vergleich mit rezenten Formen zu wagen – eher seltsam gestalteten Eidechsen ähnelten als eigenwillig geformten Salamandern.

Die rezenten Reptilien – hauptsächlich Eidechsen, Schlangen und Schildkröten – sind in den Tropen in begrenzter Fülle vorhanden, aber unbedeutend in den gemäßigt-

ten Zonen. Sie fehlen völlig in den kalten Klimabereichen, wo ein Überleben für diese „kaltblütigen“ Lebewesen schwierig ist. Die heutigen Kriechtiere sind nur spärliche Überreste jener gewaltigen Reptilienheere, die sich vom späten Paläozoikum an zu einer verwirrenden Vielfalt der Formen aufzweigten, lange Zeit die Erde beherrschten und das Mesozoikum zum Zeitalter der Reptilien werden ließen (Abb. 42). Ihre Entwicklung ging von den längst ausgestorbenen „Stammreptilien“, *Cotylosauria* (Abb. 43 A), aus. Sie waren, abgesehen von den Verbesserungen im Fortpflanzungsgeschehen, noch sehr archaisch – plump und unbeholfen, mit vom Körper seitwärts abgespreizten Beinen, in der Mehrzahl ihrer Merkmale nur wenig fortgeschrittener als ihre Amphibien-Vorfahren und -Vettern. Nachdem sie aber die Ketten zerbrochen hatten, die sie ans Wasser fesselten, entwickelten sich aus ihnen bald jene Gruppen, die im Mesozoikum dominierten.

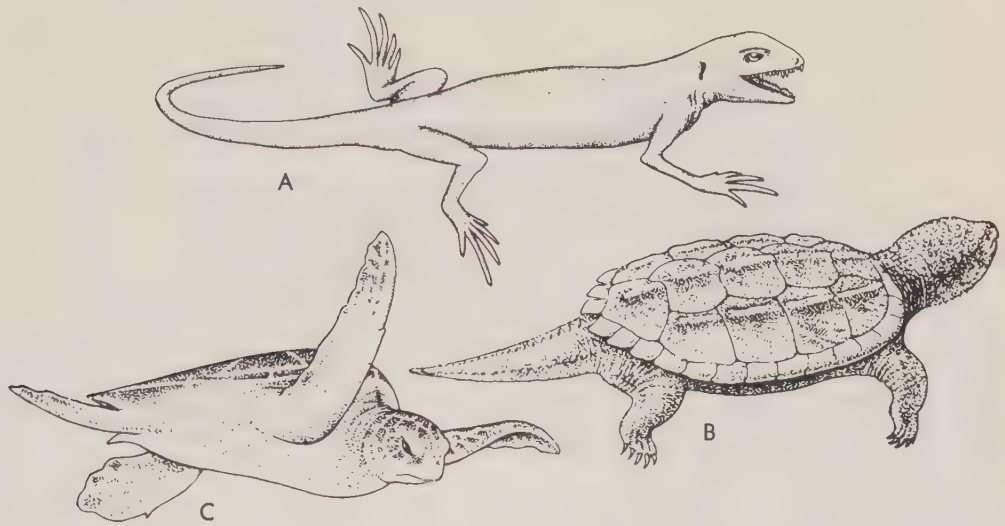


Abb. 43. Anapside Reptilien. A *Cephalerpeton*, primitiver, sehr eidechsenähnlicher Vertreter der Cotylosaurier; B und C rezente Schildkröten: B *Chelydra* (Schnappschildkröte); C *Chelonia* (Suppenschildkröte). (A aus CARROLL und BAIRD; B und C aus YOUNG)

Einen frühen Seitenzweig der Stammreptilien stellen die Schildkröten dar – die Ordnung Testudines (Abb. 43 B). Mit ihrem gespreizten Gang erinnern sie an ihre Ahnen aus dem Paläozoikum. Ihr auffälliger Neuerwerb ist die Ausbildung einer knöchernen, von Hornschildern überzogenen Schutzhülle, die sowohl Rücken- als auch Bauchseite bedeckt. Dieser Panzer schließt Brustkorb und dermale Skeletelemente zusammen mit Schulter- und Beckengürtel ein. Bei keinem anderen Wirbeltier liegen die Extremitätengürtel innerhalb der Rippen. Einmal in den Panzer eingehüllt, verhielten sich die Chelonier konservativ und haben sich seit der Zeit der Trias nur wenig weiterentwickelt. Die einzige spätere Verbesserung, welche die Ordnung als Ganzes betrifft, bestand in dem Erwerb der zunächst fehlenden Fertigkeit, den Kopf in den Panzer zurückzuziehen. Bei allen uns näher vertrauten Formen (Cryptodira) erfolgt dies durch einen geraden Zug nach hinten, wobei der Hals S-förmig gekrümmt wird. Einige eigenartige tropische Schildkröten (Pleurodira) legen dagegen den Kopf seitwärts gegen die Schulter. Wie die Mehrzahl der altertümlichen Reptilien sind die meisten heutigen Schildkröten amphibische Sumpf- und Teichbewohner. Einige sind jedoch zu einer rein aquatilen Lebensweise zurückgekehrt, und mehrere marine

Formen haben paddelförmige Gliedmaßen zur Fortbewegung entwickelt. Als anderes Extrem ist eine Gruppe, die Landschildkröten (Gattung *Testudo*), völlig zum terrestrischen Leben übergegangen.

Bei beiden bisher genannten Ordnungen der Reptilien war, wie bei ihren Amphibien-Vorfahren, das Schädeldach geschlossen und wurde nur durch Öffnungen für die großen Sinnesorgane, für Geruchsorgan, Auge und Pinealorgan, durchbrochen: *anapsider Typus* des Schädeldaches. Diese Reptilien werden der Unterklasse *Anapsida* (Abb. 44) zugeordnet. Bei allen anderen Reptilien treten zusätzliche Öffnungen in der Schläfenregion auf (s. S.248). Sie werden als *temporale Fenster (Schläfenfenster)* bezeichnet und sind wichtige diagnostische Kennzeichen bei der Klassifikation der Reptilien. Mitglieder der Unterklasse *Euryapsida* besitzen ein einfaches (oberes) Schläfenfenster, das jederseits dorsal der Naht von Postorbitale und Squamosum liegt – *euryapsider* oder *parapsider Typus*. Reptilien der Unterklasse *Synapsida* zeigen

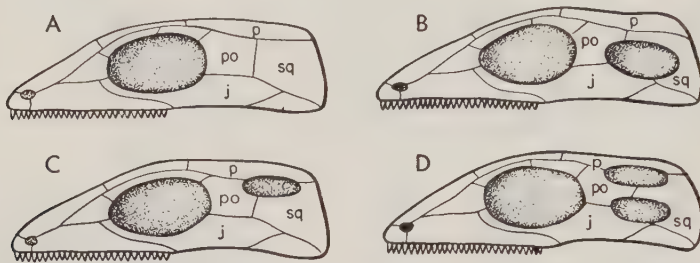


Abb. 44. Verschiedene Typen des Schläfenfensters der Reptilien. A Anapsider Typus (Stammreptilien, Schildkröten); B synapsider Typus (säugerähnliche Reptilien); C euryapsider Typus (ausgestorbene Plesiosaurier usw.); D diapsider Typus (Rhynchocephalia, Archosauria). Eidechsen und Schlangen stammen von diapsiden Vorfahren ab, haben jedoch einen oder beide Jochbogen verloren. Abk.: j Jugale; p Parietale; po Postorbitale; sq Squamosum.

den *synapsiden Typus*. Ein einziges temporales Fenster öffnet sich weiter ventral als bei den *Euryapsida* und wird von Jugale, Quadratojugale und Squamosum begrenzt. Schließlich treten beim *diapsiden Typus* zwei Fensterpaare auf. Die beiden großen Unterklassen *Lepidosauria* und *Archosauria* besitzen diapside Schädel.

Die *euryapsiden* Reptilien (Abb. 45) sind wenig bekannt und alle ausgestorben. Einige waren wohl recht primitive, eidechsenähnliche terrestrische Formen, die man in die Ordnung *Araeoscelidia* eingestuft hat. Eine Reihe von Untersuchern leugnet neuerdings jedoch die Existenz dieser Gruppe, da unglücklicherweise für die *Araeoscelidia* der *euryapside* Typus um so mehr anzuzweifeln ist, je intensiver sie untersucht werden.

Trotz ihrer neugewonnenen Fähigkeit, das Land zu erobern, nahm eine Anzahl mesozoischer Reptilien (gleich den Meeresschildkröten) eine marine Lebensweise auf. Zu ihnen gehören als herausragende Vertreter die *Plesiosauria*, die *Placodontia* und die *Ichthyosauria*, allesamt *Euryapsiden*. Die *Plesiosauria* (Ordnung *Sauropterygia*) werden in populären Darstellungen oft mit einer „durch den Körper einer Schildkröte gezogenen Schlange“ verglichen. Sie sind zwar mit keiner dieser beiden Reptilgruppen verwandt, doch ist die Beschreibung nicht ungeschickt. Die *Plesiosaurier* besaßen einen langen Hals oder eine lange Schnauzenregion oder beides; der Körper war kurz, breit und ziemlich flach. Die Rückkehr zu einer fischähnlichen Bewegungsweise war unmöglich, denn der Rumpf war starr und der Schwanz kurz; statt dessen wurden die Gliedmaßen zu kräftigen, ruderartigen Gebilden umgeformt, mit deren Hilfe sich die Tiere ihren Weg durch das Meer „ruderten“. Primitive

Formen (Nothosauria) waren in ähnlicher Weise, wenngleich weniger auffällig umgestaltet.

Die Angehörigen der Ordnung *Placodontia* lebten in der Trias und hatten ihre Ernährung auf Mollusken und andere hartschalige Evertebraten umgestellt. Sie besaßen schwergewichtige, ziemlich abgeplattete Körper, und einige entwickelten einen Panzer ähnlich dem der Schildkröten. Ihre Beziehungen zu den Plesiosauriern sind – wie viele der die Euryapsiden betreffenden Fragen – derzeit in der Diskussion, von einigen Autoren wird ein näheres Verwandtschaftsverhältnis verneint.



Abb. 45. Euryapside Reptilien. Ihr Schädeldach wurde jederseits nur von einem einfachen oberen temporalen Fenster durchbrochen. A *Araeoscelis*, kleiner, eidechsenähnlicher Vertreter der Araeoscelidia; B *Placodus*, molluskenfressender Placodontier; C *Plesiosaurus*, Vertreter der Sauropterygia; D *Stenopterygius*, extrem fischähnlicher Ichthyosaurier. (A–C nach FENTON und FENTON; D nach ŠPINAR und BURIAN)

Noch eigentümlicher gestaltet waren die Ichthyosauria, die „Fischreptilien“. Möglicherweise vermochten die Plesiosaurier, zumindest ähnlich den Meeresschildkröten oder den Robben, an den Strand zu watscheln. Die Ichthyosaurier waren dagegen so vollkommen an das marine Leben angepasst wie Tümmeler oder Delphin (mit denen sie viele Übereinstimmungen haben), und die Fossilfunde lassen erkennen, daß sie das Eierlegen an Land aufgegeben hatten und die Jungen im Wasser lebend geboren wurden. Die Körperform hatte sich völlig in die eines Fisches zurückgewandelt – der Hals war zusammengeschoben, damit eine spindelförmige Körpergestalt entstand, die Gliedmaßen waren zu kleinen Steuereinrichtungen verkürzt. Die Lokomotion erfolgte, ähnlich wie bei den Fischen, durch wellenförmige Bewegungen von Rumpf und Schwanz. Auf dem Rücken wurde eine häutige Flosse ausgebildet (wie bei

den Walen fehlte die für die Rückenflosse der Fische typische Skeletgrundlage), und der Schwanz entwickelte sich zu einem kraftvollen Schwimmorgan, äußerlich ähnlich dem Schwanz der Haie. Allerdings besteht hierbei ein wesentlicher Unterschied. Während nämlich bei den Haien das Ende der Wirbelsäule in den Oberlappen der Schwanzflosse aufgebogen ist, wendet es sich bei den Ichthyosauriern scharf abwärts. Darüber ist, wie wir aus ausgezeichnet erhaltenen Fossilplatten wissen, die Flosse gespannt. Die meisten Ichthyosauria ernährten sich vermutlich von Fischen, einige jedoch von Ammoniten, großen Mollusken, die dem rezenten Nautilus verwandt sind.

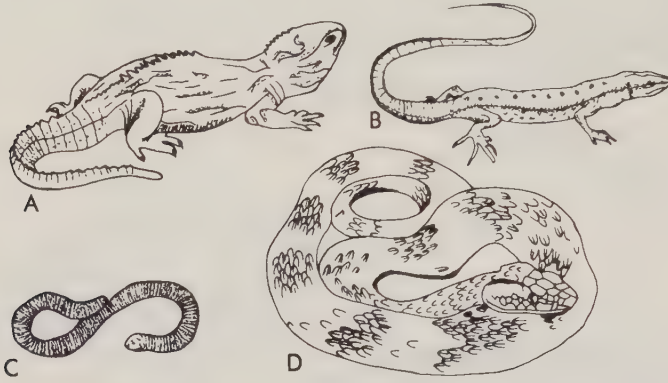


Abb. 46. Lepidosauria, dominante Gruppe der rezenten Reptilien. A *Sphenodon* (Brückenechse), außerordentlich primitive Form in Neuseeland, einziger rezenter Vertreter der Ordnung Rhynchocephalia; B *Lacerta* (Eidechse), typischer Vertreter der Unterordnung Lacertilia; C *Amphisbaena* (Doppelschleiche), extremitätenlos, Unterordnung Amphisbaenia; D *Agkistrodon* (Dreieckskopf-Otter, nahe Verwandte der bekannteren Klapperschlangen, giftig), Unterordnung Serpentes. (A–C nach YOUNG; D nach GADOW)

Die Lepidosauria (Abb. 46), die erste Unterklasse der diapsiden Reptilien, schließen als wenig spezialisierte ancestrale Gruppe die Ordnung Eosuchia ein, ausgestorbene, (gewöhnlich) mehr oder weniger eidechsenähnliche Formen. Im frühen Mesozoikum erschien die Ordnung Rhynchocephalia und blieb bis auf den heutigen Tag erhalten, obwohl sie nicht mehr sonderlich hervortritt. Sie wird nunmehr durch die Brückenechse, *Sphenodon*, repräsentiert. Diese äußerlich einer Eidechse ähnelnde Tierform hat sich in der relativen Sicherheit und Isolation Neuseelands erhalten, wo sie – einstmals weitverbreitet – nunmehr auf einige wenige kleine Inseln beschränkt ist.

Von altertümlichen Formen, die mit der Brückenechse verwandt sind, stammt die viel erfolgreichere Ordnung Squamata ab, die Eidechsen, Doppelschleichen (Amphisbaenia) und Schlangen umfaßt. Sie ist dadurch charakterisiert, daß bei ihr die Schläfenregion des Schädels reduziert ist, so daß nur noch ein Jochbogen (Mehrzahl der Eidechsen) oder gar keiner (Schlangen) erhalten blieb (Abb. 187, S. 248). Diese „Schuppenkriechtiere“ stellen nicht nur die Gruppe dar, die am meisten aufblühte, sondern sie bildeten auch die modernste Ordnung der Reptilien; denn selbst die Eidechsen spielten bis spät in die Kreidezeit keine nennenswerte Rolle, und die Entwicklung der verschiedenen Schlangentypen fand nicht vor den Zeiträumen des Känozoikums statt. Eidechsen (Unterordnung Lacertilia) sind in den Tropen in großer Formenmannigfaltigkeit weit verbreitet. Die bedeutendste Gruppe der nordamerikanischen Eidechsen sind die Leguane und ihre Verwandten, so z. B. der Halsbandleguan im Südwesten der USA und die kleinen Krötenchsen („Hornkrö-

ten“). Die größten Echsen der Alten Welt sind die Warane, von denen der größte Vertreter, der Komodo-Waran, bis zu vier Meter lang wird. Verwandte der Warane, die Mosasaurier, traten als riesige Meeresechsen in der späten Kreidezeit vorübergehend hervor. Die (echten) Chamäleons in den Tropen der Alten Welt besitzen besondere Klammerfüße (bzw. -hände) und eine hoch entwickelte Schleuderzunge; sie bilden einen Seitenzweig des Echsenstammes. Die Eidechsen haben in mehreren Entwicklungsreihen Grabformen entwickelt, deren Gliedmaßen reduziert sind oder fehlen (z. B. die Blindschleichen). In der Tat bestehen mehrere Familien nur aus solchen extremitätenlosen Formen.

Eine dieser Gruppen, oft als Familie der Lacertilia angesehen, sollte besser als eigene Unterordnung, gleichwertig den Eidechsen und den Schlangen, eingestuft werden: die Doppelschleichen, *Amphisbaenia*. Es sind dies hauptsächlich tropische, extremitätenlose Tiere (ausgenommen eine Gattung mit kleinen Armen, aber großen Händen und fehlenden Hintergliedmaßen). Bei allen Vertretern dieser Unterordnung umgreifen abgegrenzte, serial einander folgende Schuppenringe den Körper, so daß die Tiere – mehr als die meisten anderen extremitätenlosen Formen – Regenwürmern gleichen.

Von den Eidechsen stammen die Schlangen (Unterordnung *Serpentes*) ab, die in zweierlei Hinsicht stark modifiziert sind. Wie bei einigen Eidechsen und den Doppelschleichen sind bei dieser Gruppe die Gliedmaßen reduziert worden und im allgemeinen völlig verschwunden. Die Lokomotion erfolgt durch wellenförmige Bewegungen des Rumpfes und des Schwanzes, unterstützt durch vorspringende Hornschuppen, die ein Zurückrutschen verhindern. Eine Schlange schwimmt gewissermaßen auf dem trockenen Land. Ein deutlicher Unterschied gegenüber den Eidechsen besteht darin, daß Teile des Schädels und der Kieferapparat gegeneinander sehr viel beweglicher sind und dadurch ermöglichen, daß eine Beute als Ganzes verschlungen werden kann. Einige Schlangen von primitivem Typ sind Grabformen, und es ist denkbar, daß die Entwicklung der Schlangen mit derartigen Formen begann. Aber selbst von solch primitiven Typen wie den Riesenschlangen – den Boas und Pythons – leben nunmehr die meisten über der Erde. Die überwiegende Mehrzahl der Schlangen wird in einer Familie, den Nattern, zusammengefaßt, obwohl es wahrscheinlich korrekter wäre, mehrere Familien zu unterscheiden (unglücklicherweise können sich die Herpetologen nicht einigen, wie viele und welche). Typische Vertreter der Nattern sind die bekannten harmlosen Formen der nördlichen gemäßigten Zone. Zwar produziert bei fast allen Nattern die Mundspeicheldrüse ein schwach giftiges Sekret, und bei den tropischen Trugnattern besitzen die hinteren Oberkieferzähne an der Vorderseite eine Längsfurche, aus der das Gift in die Bißwunde der Beute hineinläuft. Jedoch sind diese Tiere im allgemeinen klein und wenig angriffsflüchtig. Ihre im Oberkiefer gelegenen Giftzähne sind für den Menschen und für große Tiere kaum gefährlich. Zwei weitere Familien schließen die wichtigsten Giftschlangen ein, mit hoch entwickelten Giftzähnen und kräftig wirkenden, verschiedenartigen Giften, die das Nervensystem angreifen oder die Gewebe zerstören: (1) Eine hauptsächlich in der Alten Welt (Afrika, Indien und Australien) verbreitete Gruppe (*Elapidae*), zu der die Kobras und ihre Verwandten sowie die Korallenschlange und – als eigene Unterfamilie – die giftigen Seeschlangen (*Hydrophiidae*) im Indischen und im Pazifischen Ozean gehören; (2) die Vipern (*Viperidae*) mit erektilen Giftzähnen. Sie umfassen die Ottern (darunter unsere heimische Kreuzotter) und andere Vipern der Alten Welt und die Grubenottern (*Crotalidae*) – hauptsächlich in Amerika verbreitet –, zu denen als typische Vertreter Klapperschlangen, Kupferkopf und Wassermokassinschlange gehören.

Eine außerordentlich wichtige Gruppe mit dem gleichen diapsiden Schädeltyp, wie ihn *Sphenodon* besitzt, bildet die große Unterklasse der *Archosauria*, die Gruppe

der „herrschenden Reptilien“ (Abb. 47; 48). Sie haben sich heute nur in Form der ziemlich aberranten Krokodile und Alligatoren erhalten; aber die meisten der dominanten Landreptilien des Mesozoikums waren Archosaurier, und von dieser Gruppe stammen auch die Vögel ab.

Die Ausgangsformen der Archosaurier finden sich in der Trias als räuberische Reptilien. Sie bilden die Ordnung der Thecodontia. Einige der frühen Thecodontier waren quadruped; aber stark verlängerte Hintergliedmaßen, eine modifizierte Beckenkonstruktion und weitere Merkmale lassen vermuten, daß sich andere einer

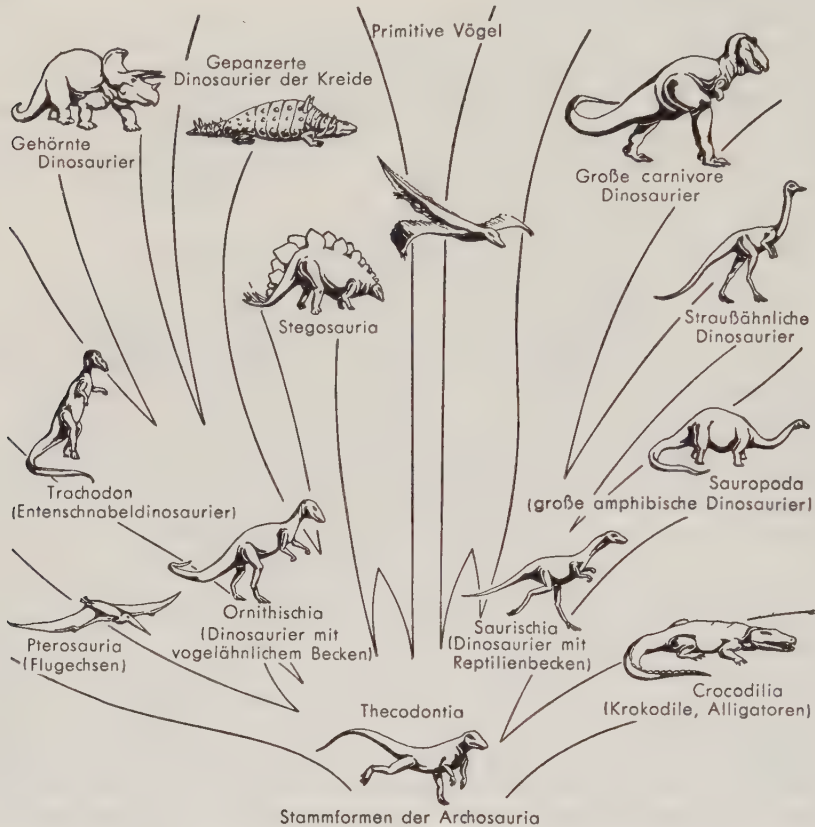


Abb. 47. Einfacher Stammbaum der Archosauria (Gruppe der herrschenden Reptilien). (Aus ROMER, The Vertebrate Story)

bipeden Lebensweise anzupassen begannen. Wieder andere Thecodontier entwickelten einen Panzer oder zeigten Merkmalsähnlichkeiten mit den späteren Krokodiliern. Aus diesen bescheidenen Anfängen entstanden die Dinosaurier. In der populären Darstellung werden sie im allgemeinen als eine einzige Gruppe der Riesenechsen zusammengefaßt. Diese Vorstellung ist jedoch keinesfalls richtig; denn obwohl viele Dinosaurier sehr groß waren, gab es auch einige kleine Formen (eine war nicht größer als ein Hahn). Die Dinosaurier bestanden aus zwei Hauptgruppen, die nicht besonders eng miteinander verwandt waren, obwohl beide von den gemeinsamen Thecodontier-Vorfahren abstammten.

In der einen Gruppe, den Saurischia oder „echsenähnlichen Dinosauriern“,

waren die ancestralen Formen biped und carnivor (Unterordnung Theropoda). Einige kleinere und primitivere Vertreter dieser bipeden Tiergruppe können kaum von ihren Thecodontier-Ahnen unterschieden werden. Andere wuchsen zu außerordentlicher Größe heran; *Tyrannosaurus* war der schwerste Fleischfresser, den die Erde je gesehen hat. Einen bedeutsamen Seitenzweig bildeten die amphibischen (sauropoden) Dinosaurier und ihre Vorfahren (Unterordnung Sauropodomorpha), die zu einer herbivoren Lebensweise umwechselten. Statt biped bewegten sie sich vierfüßig fort und wuchsen zu solchen Riesen heran wie *Apatosaurus* und *Diplodocus*. Diese gewaltigen Reptilien dürften den größten Teil ihres Lebens in Lagunen verbracht



Abb. 48. Archosauria, die vielgestaltigsten und auffälligsten Reptilien. A *Desmatosuchus*, gepanzerter und etwas atypischer Vertreter der Thecodontia; B *Geosaurus*, ausgestorbener mariner Angehöriger der Crocodylia; C *Plateosaurus*, früher Dinosaurier der Ordnung Saurischia; D *Corythosaurus*, entenschnäbliger Dinosaurier der Ordnung Ornithischia; E *Rhamphorhynchus*, fliegendes Reptil der Ordnung Pterosauria. (A nach BREED; B nach FENTON und FENTON; C nach COLBERT; D und E nach ŠPINAR und BURIAN)

haben, wo weiche Pflanzenkost reichlich vorhanden war. Ihr Gewicht war so groß (man schätzt ein Tier auf bis zu 50 Tonnen), daß es unwahrscheinlich erscheint, daß ihre kurzen, dicken Gliedmaßen sie an Land wirklich tragen konnten. Doch ist diese Frage noch offen. Einige neuere Untersucher vermuten, daß die Sauropodomorpha rein terrestrisch lebten. In beiden Unterordnungen der Saurischia war der Beckengürtel reptilientypisch ausgebildet, ein Charakteristikum, dem die Ordnung ihren Namen verdankt.

Eine zweite Hauptgruppe bildeten die Ornithischia oder „vogelähnlichen Dinosaurier“, deren Beckengürtel (aber sonst kein anderes anatomisches Merkmal) sich mit den entsprechenden Skeletelementen der Vögel vergleichen läßt. Wie zumindest ein Teil der ihnen verwandten Saurischia waren die primitiven Mitglieder dieser

Gruppe biped (Unterordnung *Ornithopoda*); im Gegensatz zu den echsenähnlichen Dinosauriern waren alle vogelähnlichen Formen herbivor. Mit am besten bekannt von den bipeden Vertretern dieser Gruppe sind die Entenschnabeleichen (Gattung *Trachodon*), die in den ausgehenden Tagen des Zeitalters der Reptilien in großer Zahl vorhanden waren. Die meisten Ornithischier kehrten zu einer quadrupeden Körperhaltung zurück. Es wurden in dieser Ordnung in der Tat drei verschiedene Quadrupedentypen entwickelt, alle mit irgendeiner Abwehreinrichtung gegen die großen carnivoren Dinosaurier dieser Zeit. Diese Typen werden am besten durch so populäre Museumsstücke illustriert wie: *Stegosaurus* (Unterordnung *Stegosauria*), dessen Rückenlinie mit einer Doppelreihe schützender Platten und Stacheln besetzt war; *Ankylosaurus* (Unterordnung *Ankylosauria*), einem Tier mit niederem, abgeplatteten Körper, ausgedehntem Knochenpanzer am Rücken und Knochenplatten an Schwanz und Extremitäten; und den gehörnten Dinosauriern (Unterordnung *Ceratopsia*), wie etwa *Triceratops*, mit Hörnern – oft im Dreieck angeordnet – und einer mächtigen Knochenplatte zum Schutz des Nackens. Die gehörnten Dinosaurier, die alle aus der späten Kreide stammen, waren im Vergleich zu den *Rhinocerotidae* die wirklichen „Nashörner“.

Die Dinosaurier hatten ihre größte Blütezeit im Jura und in der Kreide, und selbst in den Schlußphasen der letztgenannten Periode waren sie in beträchtlicher Zahl und Vielfalt vertreten. Dann verschwanden sie in einem (geologisch gesehen) sehr kurzen Zeitraum vollständig. Die Ursache für dieses abrupte Ende des Zeitalters der Reptilien vermögen wir noch nicht voll zu erkennen. Vielleicht wurde es durch geologische Ereignisse ausgelöst. Die Kreidezeit war eine Periode der Gebirgsbildung, während der große Gebirgsketten, wie etwa die Rocky Mountains, die Anden, die Alpen oder der Himalaja, aus dem zuvor flachen Lande emporzusteigen begannen. Viele der tiefgelegenen Sumpf- und Lagunengebiete, wo die Dinosaurier in einer üppigen Vegetation lebten, verschwanden. Die klimatischen Bedingungen änderten sich vollständig, und neue Pflanzenformen herrschten vor, mit denen die herbivoren Dinosaurier nicht fertig wurden. Da die herbivoren Formen aus diesem Grunde zahlenmäßig abnahmen und schließlich verschwanden, mußten ihnen ihre fleischfressenden Vetter, denen sie bislang als Beute gedient hatten, zwangsläufig nachfolgen und ebenfalls aussterben.

Eine weitere Gruppe der ausgestorbenen Archosauria bildete die Ordnung der *Pterosauria*, der Flugsaurier. Bei ihnen spannte sich von dem außerordentlich verlängerten vierten Finger der Vordergliedmaße – in gewisser Weise ähnlich wie bei den Fledermäusen – eine große Flughaut zum Rumpf und zum Bein aus. Die Handhabung eines derartigen „Flügels“ dürfte sehr schwierig gewesen sein, und es ist so gut wie sicher, daß das Fliegen vornehmlich in einem Schweben bestand und weniger durch aktive Flügelschläge erfolgte. Ohne zusätzliche Finger, die sich in die Flughaut hineinschieben und sie verstärken, dürfte die Gefahr eines verhängnisvollen Risses sehr groß gewesen sein. Die Hinterextremitäten der Pterosaurier waren, ganz im Gegensatz zu jenen der Vögel, schwach gebaut, und es ist schwer zu verstehen, wie diese Tiere auf ihnen stehen konnten, viel weniger noch, wie sie damit einen Anlauf nehmen konnten, was ein Vogel von einer gewissen Größe tun muß. Wahrscheinlich setzten sie sich in ähnlicher Weise fest wie die Fledermäuse. Doch fällt es schwer, sich vorzustellen, wo ein Pterosaurier mit einer Spannweite von 16 m (wie dies für eine Form der Kreidezeit geschätzt wurde) eine geeignete Stelle finden konnte, um sich anzuklammern. Alles in allem ist es durchaus verständlich, daß die Pterosaurier ausstarben, als sich einmal tüchtigere Flieger – die Vögel – entwickelt hatten. Sie verschwanden jedoch nicht schlagartig – die Pterosaurier lebten schließlich durchaus erfolgreich während eines Zeitraums von etwa 100 Millionen Jahren.

Die einzigen heute noch überlebenden Archosaurier sind die Alligatoren und die

Krokodile, die in der Ordnung *Crocodylia* zusammengefaßt werden. Obwohl zahlreiche Baumerkmale denen der bipeden Dinosaurier ähneln, sind die Krokodile wie viele ihrer Dinosaurier-Verwandten quadroped und dazu noch amphibisch lebend. Die Krokodile sind phylogenetisch weit von der Wurzel des Reptilienstammbaumes entfernt; ihre anatomischen Kennzeichen können kaum als für die gesamten Reptilien charakteristisch angesehen werden und zeigen, wie zu erwarten, zahlreiche Baueigentümlichkeiten, die bei den Vögeln gefunden werden, deren Vorfahren die Archosaurier-Verwandten der Krokodile waren.

Vögel

Die Vögel sind treffend die „glorifizierten Reptilien“ genannt worden. Sie haben den Rang einer gesonderten Klasse, *Aves*, erhalten, doch sind sie in mancher Hinsicht weniger weit von dem allgemeinen Reptilienstamm entfernt als einige Vertreter der Archosauria, von denen sie abstammen. Zu jener Gruppe gehörte, wie wir bereits erwähnten, eine Reihe fliegender Formen, die Pterosaurier; die Vögel stammen nicht von ihnen ab, sondern von einem zweiten fliegenden Archosauriartyp, bei dem an Stelle der Flughaut Federn – als kennzeichnendes Merkmal dieser Klasse – die Flügeloberfläche der umgewandelten Vordergliedmaßen bilden. In gewisser Beziehung, nämlich hinsichtlich bipeder Anpassungen, ähneln die Vögel ihren Dinosaurier-Verwandten; aber nahezu jedes erwähnenswerte Vogelkennzeichen stellt eine Anpassung an das Fliegen dar. Die Aufrechterhaltung einer hohen und konstanten Körpertemperatur und die Vervollkommnungen im Kreislaufsystem ergeben sich aus der Notwendigkeit eines hohen Stoffumsatzes für den Dauerflug (viele Untersucher glauben auch, daß bei Dinosauriern und Pterosauriern ähnliche Anpassungen entstanden sind). Die Verminderung des Körpergewichtes (besonders durch die Entwicklung der Luftsäcke und pneumatisierter Knochen) hängt ebenso mit dem Fliegen zusammen wie die Veränderungen des Gehirns und der Sinnesorgane. Die Vögel haben im Laufe ihrer Entwicklung notwendigerweise lange vorher viele Prinzipien der Aerodynamik „entdeckt“, die wir erst als Ergebnis eingehender wissenschaftlicher Untersuchung und mühsam erworbener Erfahrung kennenlernten. Sie sind „Experten“ in der Flügelkonstruktion und in der Nutzbarmachung von Winden und Luftströmungen, um Entfernung oder Höhe zu gewinnen. Im allgemeinen haben Vögel mit einem aktiven Flugtyp (durch Flügelschlag) verhältnismäßig kurze, breite Schwingen. Vögel, die hauptsächlich gleiten oder segeln, besitzen gewöhnlich ausgedehntere Flügelflächen, in den meisten Fällen sind die Flügel deutlich länger. Fliegende Vögel (im Gegensatz zu straußähnlichen Bodenbewohnern) sind selten von besonderer Körpergröße. Um die Flugfähigkeit zu erhalten, muß sich die Flügelfläche in einem bestimmten Verhältnis zum Körpergewicht vergrößern, und ein schwerer Körper würde einen unproportioniert großen Flügel erfordern, der sehr schwer zu „handhaben“ wäre.

Mit Ausnahme primitiver mesozoischer Formen haben die Vögel die Zähne verloren und die Nahrungsaufnahme einem Hornschnabel „anvertraut“. Die Variationen der Schnabelkonstruktion sind zahlreich und führen zu solchen Extremen wie dem Papageienschnabel oder dem als Meißel wirkenden Schnabel der Spechte. Wahrscheinlich war die Nahrung der primitiven Vögel weich (z. B. Insekten), so daß Zähne nicht erforderlich waren. Viele rezente Vögel sind jedoch Körnerfresser. Für eine solche Nahrung benötigen die Säugetiere hochentwickelte „Mahl“zähne. Die Vögel haben als funktionellen Ersatz eine Mahleinrichtung in Form eines Muskelmagens entwickelt, in den sie Sand oder kleine Steinchen aufnehmen. Ein derartiger Muskelmagen ist auch bei den Krokodilen ausgebildet, und es könnte sein, daß er allgemeines Baumerkmal der Archosaurier war.

Die Vögel bilden eine Klasse der Wirbeltiere, die wir in vieler Hinsicht auf eine gleich hohe Organisationsstufe stellen müssen wie die Säugetiere. Sie sind jedoch – selbst wenn wir von den Unterschieden absehen, die sich aus der Flugfähigkeit im Vergleich zur terrestrischen Lokomotion ergeben – in einer ganz anderen Weise organisiert. Vögel können sicherlich abgerichtet werden, aber insgesamt scheinen sie verhältnismäßig weniger befähigt, aus Erfahrungen zu lernen als Säugetiere. Auf der anderen Seite zeigen sie so komplexe angeborene Verhaltensweisen, wie sie bei den Mammaliern unbekannt sind. Viele davon, die z. B. mit dem Sozialverhalten, der Balz, dem Nestbau und der Brutpflege zusammenhängen, sind jedem Vogelliebhaber vertraut. Die „Geographiekenntnis“ der Vögel ist höchst bemerkenswert. Ihr Heimfindevermögen ist groß, und die Fähigkeit der jungen Goldregenpfeifer – ohne Begleitung durch ältere Vögel über eine komplizierte Strecke von um die 10 000 km, zum größten Teil über das offene Meer – von den arktischen Tundren Alaskas nach dem Chacogegebiet Südamerikas zu ziehen, grenzt beinahe an das Übernatürliche.

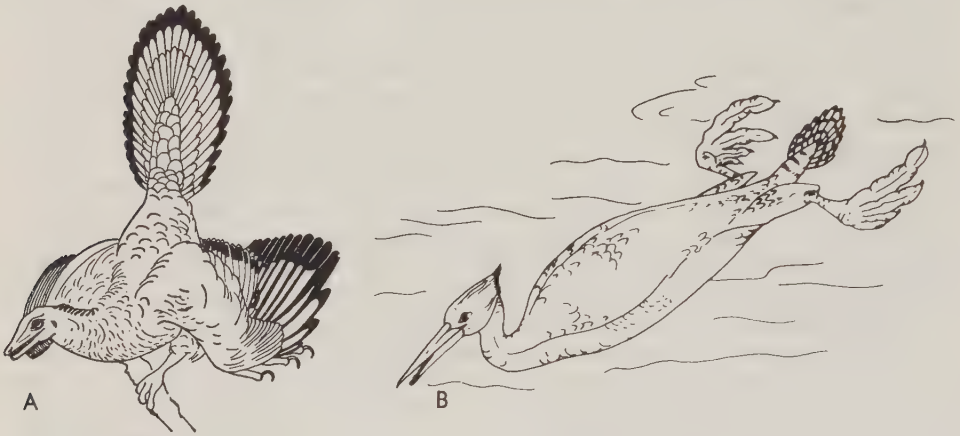


Abb. 49. Primitive Vögel. A *Archaeopteryx*, „Ur“vogel aus dem Jura und einziger bekannter Vertreter der Archaeornithes, mit Zähnen, Krallen an den Fingern der „Hand“, langem, knöchern gestütztem Schwanz und anderen Reptilienmerkmalen. Wären die Federabdrücke nicht erhalten geblieben, so würde man das Fossil als kleinen Dinosaurier der Ordnung Saurischia ansehen; B *Hesperornis*, flugunfähiger, aber ausgezeichnet schwimmender und tauchender Angehöriger der Überordnung Odonthognathae (Zahnvögel). Maxillare und Dentale trugen Zähne, das Praemaxillare war von einer Hornscheide überzogen. Die Flügel sind nahezu vollständig rückgebildet. (A nach HEILMANN; B nach FENTON und FENTON)

Durch einen glücklichen Zufall sind uns fünf Skelete eines ancestralen Vogels, *Archaeopteryx*, dem einzigen Vertreter der Unterklasse *Archaeornithes*, aus den Ablagerungen des späten Jura erhalten geblieben und bekannt geworden (Abb. 49 A). Bei diesem Vogel waren die Zähne noch vorhanden, der Flügel besaß mit Krallen ausgestattete Finger, und ein langer Schwanz vom Reptilientyp persistierte. *Archaeopteryx* steht, was den Aufbau des Skelets betrifft, annähernd in der Mitte zwischen den Archosauriern und den heutigen Vögeln, so daß seine systematische Stellung zweifelhaft wäre, wenn sich nicht die Abdrücke der Federn zusammen mit dem Skelet erhalten hätten.

Vögel sind, hauptsächlich wegen der Feinheit des Skelets, unter den Fossilfunden verhältnismäßig selten. Es liegen jedoch Beweise vor, daß sich schon vor dem Ende der Kreidezeit Formen entwickelt hatten, die hinsichtlich nahezu aller Skeletstrukturen ganz „modern“ waren. Nur eine echte Zwischenform ist bekannt – intermediär im

Hinblick auf den Besitz von Zähnen: *Hesperornis* (Abb. 49 B), einziger Vertreter der Unterordnung *Odonthognathae* (andere, manchmal in die Gruppe eingereihte Formen sind höchst zweifelhaft). Es handelt sich um einen hochspezialisierten, flugunfähigen Schwimmvogel, der sich von Fischen ernährte. Da *Hesperornis* in etwas engerer Nachbarschaft zu den heute lebenden Vögeln gesehen wird als zu *Archaeopteryx*, reiht man – letzteren ausgenommen – alle Vögel in eine Unterklasse, *Neornithes*, ein.

Wenngleich die Taxonomen die Vögel in eine beträchtliche Zahl von Ordnungen einteilen, so sind doch die anatomischen Unterschiede zwischen diesen Gruppen größtenteils gering. Eine Einschränkung müssen wir allerdings machen; denn es wurde angenommen, daß zwischen zwei heutigen Gruppen, die einen primitiven und einen evoluierten Zustand der Vogelphylogenie repräsentieren sollten, ein Unterschied bestände. Die Abgrenzung erfolgte aufgrund von Feinheiten in der Gestaltung des Munddaches und im Kieferbau (mit denen wir uns hier nicht näher zu beschäfti-

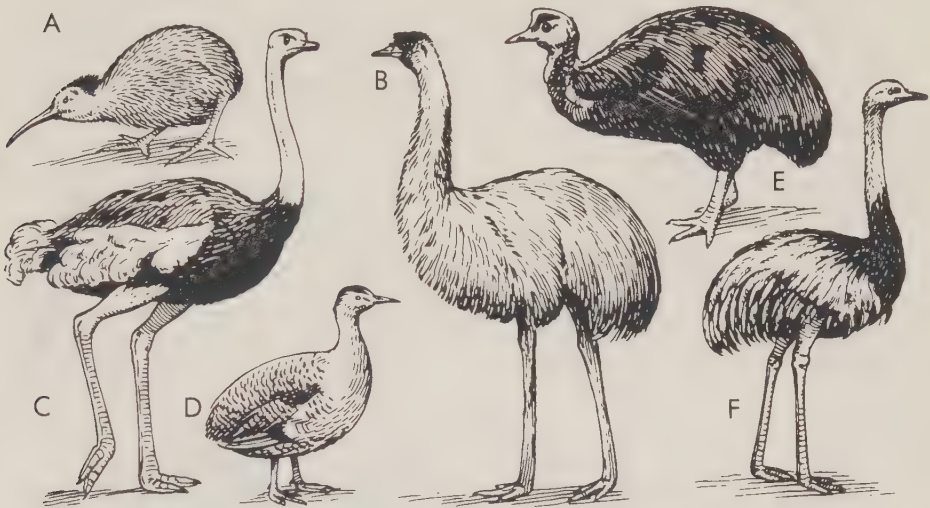


Abb. 50. Paläognathe Vögel. A *Apteryx* (Kiwi), Neuseeland; B *Dromaeus* (Emu), Australien; C *Struthio* (Strauß), Afrika; D *Rhynchotus* (Tinamu), Südamerika; E *Casuarius* (Kasuar), Australien; F *Rhea* (Nandu), Südamerika.

gen brauchen), je nach deren Ausprägung wir „palaeognathe“ und „neognathe“ Formen unterscheiden (Überordnungen *Palaeognathae* und *Neognathae*). Die meisten dem Leser näher bekannten Vögel – ja die Mehrzahl aller rezenten Vögel überhaupt – gehören den *Neognathae* zu. Zu den *Palaeognathae* (Abb. 50) werden gerechnet: der afrikanische Strauß, die australischen Laufvögel Kasuar und Emu, der Nandu des südafrikanischen Pampas, die ausgestorbenen Moas, der kleine Kiwi Neuseelands und die ausgestorbenen Riesenvögel Madagaskars – wegen des bei den flugunfähigen Vögeln fehlenden Brustbeinkamms im allgemeinen als Ratiten zusammengefaßt – sowie die flugfähigen Steißhühner (*Tinamiformes*). Letztere werden zusammen mit allen übrigen einen Brustbeinkamm besitzenden Vögeln auch als *Carinaten* bezeichnet.

Die meisten palaeognathen Vögel besitzen kleine Flügel und sind flugunfähig. Diese Tatsache hat zu der Vorstellung geführt, daß sie eine primitive Stufe im Entwicklungsgang der Vögel darstellen, in der die Flugfähigkeit noch nicht erreicht



Seetaucher
Gaviiformes



Lappentaucher
Podicipediformes



Albatros
Procellariiformes



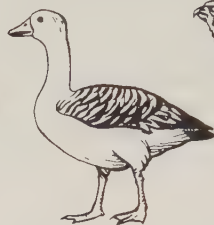
Pinguin
Sphenisciformes



Pelikan
Pelicaniformes



Storch
Ciconiiformes



Gans
Anseriformes



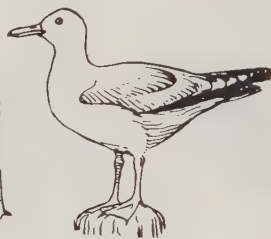
Falke
Accipitri



Fasan
Galliformes



Ralle
Gruiformes



Möwe
Charadriiformes



Taube
Columbiformes



Papagei
Psittaciformes



Kuckuck
Cuculiformes



Eule
Strigiformes



Ziegenmelker
Caprimulgiformes



Kolibri
Apodiformes



Nashornvogel
Coraciiformes



Specht
Piciformes



Schwalbe
Passeriformes

Abb. 51. Faustskizzen typischer Vertreter der großen Ordnungen der Vögel, oberhalb der Stufe der Ratten. Es ist jeweils die wissenschaftliche Bezeichnung der Ordnung und der populäre Name des abgebildeten Vogels angegeben.

war. Die Ergebnisse der anatomischen Untersuchung sprechen jedoch sehr stark gegen eine solche Annahme. Sie lassen vielmehr vermuten, daß die Ratiten rückgebildete Nachfahren einstmals fliegender Typen sind. (Sie verdanken ihren Namen dem rückgebildeten, flachen, kamm- oder kiellosen Brustbein, an dem an sich die Flugmuskulatur angeheftet ist.) Die meisten von ihnen werden auf Inseln gefunden, wo sehr wenige terrestrische Feinde vorhanden sind, oder auf Kontinenten (Australien, Südamerika), wo dies, wie uns die Fossilfunde lehren, in den Zeiträumen der Fall war, als sich die einheimischen Ratiten entwickelten. Wenn bodenbewohnende Feinde fehlen, so ist viel von dem „Sinn und Zweck“ des Fliegens verlorengegangen. Die Steiðhühner Südamerikas (Abb. 50 D) sind Vögel, die das Flugvermögen besitzen (wenngleich sie ungeschickte Flieger sind) und doch den „altmodischen“ Typus des Munddaches aufweisen; sie dürften eine ancestrale Gruppe repräsentieren, aus der sich die Ratiten entwickelt haben. Es ist zu vermuten, daß die verschiedenen Gruppen der Ratiten nicht allzu nahe verwandt sind – wahrscheinlich bilden die Palaeognathae keine „natürliche“ Gruppe.

Abgesehen von den Ratiten sind die meisten Vögel, wie bereits erwähnt, in ihren anatomischen Grundmerkmalen ziemlich einheitlich, wobei die Unterschiede zwischen den Ordnungen nicht größer sind als jene zwischen den Familien der Säugetiere. Demjenigen, der sich mit den Lebensgewohnheiten, dem Gesang und dem Gefieder beschäftigt, haben die Vögel sehr viel zu bieten, weniger jedoch all denen, die sich für den anatomischen Bau und die Funktion interessieren. Deshalb können die restlichen Vogelgruppen hier kurz abgehandelt werden. In Abb. 51 sind Faustskizzen von Vertretern der Hauptgruppen der Vögel außer Ratiten in der Reihenfolge abgebildet, in der die Ordnungen durch viele Ornithologen aufgeführt werden. Die Mehrzahl aller Vögel, eingeschlossen die Singvögel, gehört der letzten Ordnung, den Passeriformes oder Sperlingsvögeln, an. Diese hochentwickelten Vogeltypen sind alle verhältnismäßig klein, Krähen und Raben sind „Riesen“ dieser Ordnung. Verschiedene Ordnungen von Wasservögeln und ozeanischen Typen werden gewöhnlich an den Anfang der Neognathae gestellt, obwohl es wenig Beweise gibt, daß es sich bei ihnen tatsächlich um primitive Formen handelt. Von besonderem Interesse sind hier die Pinguine, Formen der südlichen Hemisphäre. Sie sind flugunfähig, besitzen aber nichtsdestoweniger kräftige, zu Schwimmmflossen umgewandelte Flügel. Wie im Falle der Ratiten wurde auch hier die Frage erörtert, ob das Fehlen der Flugfähigkeit primitiv sei. Es ist jedoch viel wahrscheinlicher, daß die Pinguine von ozeanischen Vögeln der vorhergehenden Ordnung (Procellariiformes) abstammen, zu denen nicht nur der Albatros und seine engere Verwandtschaft, sondern auch die Sturmvögel gehören, die ebenfalls die Flügel zum Schwimmen benutzen⁸.

Säugetiere

Säugerähnliche Reptilien

Die Säugetiere stammen von den Reptilien ab; die Fossilfunde zeigen jedoch, daß die Reptilreihe, die zu ihnen führt, Synapsida, schon fast an der Wurzel von dem Stammbaum jener Klasse abzweigt. Die Beziehungen der Säugetiere zu den rezenten Reptilienordnungen sind daher außerordentlich fern.

Die ältesten Reptilien, die den Säugern vorausgingen, gehören zur Ordnung

⁸ Für die literarisch interessierten Leser sei eingefügt, daß die Pinguine, von denen Anatol France schreibt, die Alke der englisch sprechenden Völker sind. Es handelt sich hierbei um Vögel der nördlichen Hemisphäre, die – ähnlich wie die Pinguine – eine schwimmende Lebensweise angenommen haben.

Pelycosauria (Abb. 52 A), einer Gruppe in vieler Hinsicht ausgesprochen primitiver Reptilien, die im Karbon auftrat und ihre Blütezeit im Perm erreichte. Gewisse Merkmale, z. B. die Ausbildung eines einzigen, mehr ventral gelegenen Schläfenfensters, deuten jedoch darauf hin, daß sie eine erste Stufe in der Entwicklung zum Säugerstatus hin darstellen. Viele Pelycosaurier, wie z. B. *Dimetrodon*, besaßen stark verlängerte Wirbeldornfortsätze, die eine knöcherne Stütze für ein ausgedehntes „Segel“ bildeten. Ihnen folgten im späten Perm und der frühen Trias die Therapsida (Abb. 52 B), progressive säugerähnliche Tiere, die in jenen Jahren am verbreitetsten waren. Die charakteristischen Therapsiden waren Fleischfresser, aktive, vierfüßige Läufer, bei denen – wie bei ihren Nachfahren, den Säugetieren, und im Gegensatz



Abb. 52. Synapside Reptilien. A *Ophiacodon*, primitiver Pelycosaurier aus dem frühen Perm von Texas; B *Lycanops*, säugerähnliches Reptil aus dem späten Perm Südafrikas. Bei *Lycanops* ist die Körperhaltung säugerähnlicher geworden, der Eckzahn ragt vor. Würde man in der Zeichnung die Schuppen durch Haare ersetzen, so entstünde das Bild eines Säugetieres, bei *Ophiacodon* wäre dies nicht der Fall. (B nach COLBERT)

zu primitiven Landwirbeltieren mit ihrer Spreizstellung der Extremitäten – Ellenbogen und Knie gegen den Körper gedreht waren und ihm so eine bessere Unterstützung und eine größere Geschwindigkeit verliehen. Bei den evoluierten Mitgliedern dieser Gruppe aus der Trias kommen viele Merkmale des Schädels, der Kiefer, der Dentition und der Gliedmaßen dem Säuertypus schon recht nahe.

Die Evolution der säugerähnlichen Reptilien war ein wichtiges Ereignis der frühen Reptilienentwicklung. Gegen Ende der Trias traten jedoch andere Reptilgruppen, vor allem Dinosaurier, in den Vordergrund. Es scheint, daß sich die Therapsiden größtenteils nicht erfolgreich gegen sie behaupten konnten, schnell abnahmen und schließlich vom Schauplatz verschwanden. Kleine Therapsiden überlebten jedoch, und von ihnen entwickelten sich die ältesten Säugetiere, von denen spärliche Reste in den Ablagerungen des Mesozoikums vom Ende der Trias an gefunden wurden. Als Zeitgenossen der Dinosaurierdynastien vor nahezu zweihundert Millionen Jahren waren unsere kleinen mesozoischen Säugetierahnen für das Leben ihrer Zeit ohne Bedeutung.

Den Schlüssel für den Aufstieg der Säugetiere bilden wohl die Ausprägung und

Weiterentwicklung bestimmter cerebraler Funktionen⁹. Damit verknüpft ist nicht nur der Aufbau des für die Mammalier kennzeichnenden leistungsfähigen Bewegungsapparates, sondern parallel dazu erfolgt auch eine Verbesserung des Kreislaufsystems und die Ausbildung der Warmblütigkeit (die an die Entwicklung des Haarkleides gebunden ist). An „Unternehmungsgeist“ und „Erfindungsgabe“ ist selbst das stupideste Säugetier ein „intellektueller“ Riese im Vergleich mit irgendeinem Reptil. Bei den Säugetieren treten u. a. zwei wesentliche Neuerungen auf: Sie bringen alle – mit Ausnahme der primitivsten Formen – lebendige Junge zur Welt und haben eine besondere Form der Brutpflege (im weitesten Sinne) entwickelt, bei der die Jungen umsorgt und für das Leben vorbereitet werden. So wird ein langer Zeitraum für die Entwicklung und die Ausgestaltung empfindlicher nervöser und anderer Mechanismen gewonnen, ehe die Jungen in das Leben hinausgeschickt werden. Die meisten dieser fortschrittlichen Merkmale haben sich in dem langen Zeitraum herausgebildet, als die Säugetiere unter der Herrschaft der Dinosaurier lebten. Wachsamkeit und Behendigkeit waren zum Überleben notwendig, und die Säugetiere schulden den Dinosauriern eigentlich ein Wort des Dankes, daß sie – wenn auch unwissentlich – für den schließlichen Erfolg der höheren Mammalia verantwortlich sind.

Säugetiere sind – wörtlich genommen – dadurch charakterisiert, daß die weiblichen Tiere eine Milchdrüse besitzen und deshalb die Jungen säugen können. Andere Kennzeichen, die sich bei rezenten Formen nachweisen lassen, sind die Ausbildung eines Haarkleides und eines muskularisierten Zwerchfells. Dies sind jedoch alles Weichteilmerkmale, die beim Fossil nicht erhalten bleiben. Ein anderes Kriterium, das für die Bestimmung geeignet und auch anwendbar ist, betrifft den Aufbau des Kiefergelenkes. Bei Reptilien (und auch bei allen anderen „Nicht“-säugetieren) wird das Kiefergelenk von zwei Elementen des Visceralskelets, dem *Quadratum* und dem *Articulare*, gebildet: *primäres Kiefergelenk*. Beide Knochen sind jedoch bei den Mammalia zu Gehörknöchelchen, Amboß und Hammer, geworden. Das Kiefergelenk der Säugetiere ist ein *sekundäres Kiefergelenk*, das zwischen zwei Deckknochen, *Squamosum* und *Dentale*, entstanden ist. Unglücklicherweise – allerdings nur für diejenigen, die ein scharf trennendes Gliederungsprinzip suchen; denn eng seriiertes Fossilmaterial ist gewiß kein Unglück – sind Zwischenformen bekanntgeworden. Dennoch ist das Kiefergelenk zum gebräuchlichen Schlüsselmerkmal geworden, um Säugetiere von ihren Therapsiden-Ahnen zu trennen.

Die mesozoischen Säugetiere sind einigermaßen zahlreich, aber nahezu alle recht wenig bekannt, oft nur durch einzelne Zähne. Ihre Klassifikation war lange umstritten, und auch jetzt besteht noch keine allgemeine Übereinstimmung. Wir übernehmen die Vorstellung, die alle Säugetiere in zwei getrennte Entwicklungslinien aufteilt. Die eine Linie geht von den *Prototheria* aus (um Mißverständnisse zu vermeiden, sei darauf hingewiesen, daß der Terminus „Prototheria“ von vielen Autoren nur sehr eingeschränkt, nämlich nur für die *Monotremata*, gebraucht wird), die andere von den *Theria*. Bei den *Prototheria* wird ein großer Teil der Seitenwand des Hirnschädels vom *Perioticum* – statt wie bei den *Theria* vom *Alisphenoid* (s. S. 242–245) – gebildet.

Die *Prototheria* können in zwei Zwischenklassen eingeteilt werden, *Eotheria* und *Allotheria*. Die Hinweise für diese Verwandtschaft sind allerdings spärlich, so daß es sich derzeit kaum lohnt, sich darüber allzu viele Gedanken zu machen. Drei der vier Ordnungen der *Prototheria* sind ausgestorben: *Multituberculata*, *Triconodonta* und *Docodonta*. Nur eine davon, die etwa nagerähnlichen *Multituberculata*, überlebte das Mesozoikum, und selbst sie verschwand früh im Tertiär. *Triconodonta* und *Docodonta* sind dürftig bekannte kleine Tiere, die ganz grob mit

⁹ Anmerkung d. Übers. Eine wörtliche Übersetzung des hier von den Verfassern verwandten Begriffes „intelligent activity“ ergäbe nur eine verwaschene und nicht völlig korrekte Vorstellung von dem, was gemeint ist.

einigen Insectivora aus der Zwischenklasse der Eutheria verglichen werden können – kleine, langschnauzige, unattraktive Fleischfresser. Die vierte Ordnung der Prototheria, *Monotremata*, ist rezent.

Ob Prototheria und Theria eine einzige „natürliche“ Gruppe darstellen, ist strittig. Für eine lange Zeit wurde dies angenommen, dann entwickelte sich allmählich die gegenteilige Vorstellung, wonach Säugetiere mehrfach unabhängig voneinander aus den Therapsiden hervorgegangen seien. Neuerdings scheinen wieder mehr Autoren zu der ursprünglichen Auffassung zurückzukehren.

Monotremata

Die Monotremen, Ordnung *Monotremata*, sind die einzigen rezenten Prototheria. Als solche unterscheiden sie sich ganz wesentlich von allen anderen lebenden Säugetieren und sind auf Australien, Tasmanien und Neuguinea beschränkt. Sie umfassen nur zwei Familien, das Schnabeltier, *Ornithorhynchus*, und die Schnabeligel, *Tachyglossus* und *Zaglossus* (beide Gattungen wurden früher als *Echidna* bezeichnet). Diese seltsamen Tiere besitzen viele kennzeichnende Säugetiermerkmale. Sie sind jedoch insofern primitiv geblieben, als sie als einzige Säuger gleich ihren Reptilien-ähnlichen noch beschalte Eier legen. Das Schnabeltier ist ein semiaquatischer, mit Schwimmhäuten versehener und durch einen Pelz geschützter regelmäßiger Gast der Flüsse, in denen es Schnecken und Muscheln als Nahrung findet. Der Schnabeligel wird durch aus umgewandelten Haaren gebildeten Stacheln gegen seine Feinde geschützt und lebt von Termiten. Seine kräftigen, mit Krallen versehenen Füße verleihen ihm eine außergewöhnlich große Grabfähigkeit. Das Weibchen des Schnabeltieres legt seine Eier in ein Nest in einer Höhle, in die es sich eingegraben hat, während der weibliche Schnabeligel die Eier in einem Brutbeutel bebrütet. Nach dem Schlüpfen werden die Jungen gesäugt. Die beiden Typen sind in vielfältiger Weise so spezialisiert, so daß sie nicht als ancestrale Formen an sich angesehen werden können. Es mag wohl auf der relativen Isolierung Australiens beruhen, daß sie in diesem Gebiet erhalten blieben. Unglücklicherweise wissen wir fast nichts über ihre Geschichte. Unsere Kenntnisse über die Verwandtschaftsbeziehungen der ausgestorbenen Säugetiere beruhen größtenteils auf kennzeichnenden Merkmalen der Molaren (die in einem späteren Kapitel besprochen werden). Die Monotremen jedoch sind bedauerlicherweise zahnlos (im adulten Stadium) und besitzen statt eines Gebisses einen Hornschnabel, der beim Schnabeltier platt und entenschnabelähnlich ist, beim Schnabeligel dagegen röhrenförmig.

Primitive Theria und Marsupialia

Alle nichteierlegenden rezenten Mammalia gehören zur anderen Unterklasse, zu den Theria (Abb. 53). Außer durch die Entfaltung des Alisphenoids in der Hirnschädelseitenwand sind sie durch große Mahlzähne charakterisiert, deren Kronenmuster von drei in Form eines Dreiecks angeordneten Höckern ausgeht und zunehmend komplizierter wird (s. S. 314). Drei Zwischenklassen wurden für die Theria aufgestellt. Die erste, *Patriotheria*, besteht aus kleinen, für uns noch ziemlich im dunkeln liegenden, insektenfressenden mesozoischen Formen, die den Ordnungen *Symmetrodonta* und *Pantotheria* zugeteilt werden. Sie unterscheiden sich im Kronenmuster der Molaren. Aus den *Symmetrodonta* sollen nach Meinung einiger Autoren die *Pantotheria* hervorgegangen sein. Aus diesen wiederum könnten sich annähernd zeitgleich in der frühen Kreide durch Aufspaltung die beiden höheren Säugergruppen, die *Metatheria* und die *Eutheria*, entwickelt haben.

Die Beuteltiere – offizielle Bezeichnung: Ordnung *Marsupialia* (Abb. 54) in

der Zwischenklasse *Metatheria* – verdanken ihren volkstümlichen Namen der Tatsache, daß die – zwar lebend, aber in einem winzigen und unreifen Zustand geborenen – Jungen (im typischen Fall) in einem Beutel auf der Bauchseite des Marsupialierweibchens für eine bestimmte Zeit beherbergt und genährt werden. Charakteristische Vertreter dieser Gruppe sind die Beuteltieren, z. B. das Opossum, *Didelphis*, ein in vieler Hinsicht primitives Säugetier. In den meisten Gebieten der Erde konnten sich die Marsupialier nicht gegen die fortschrittlicheren Säugetiere erfolgreich behaupten, und selbst das widerstandsfähige Opossum blieb nur auf den

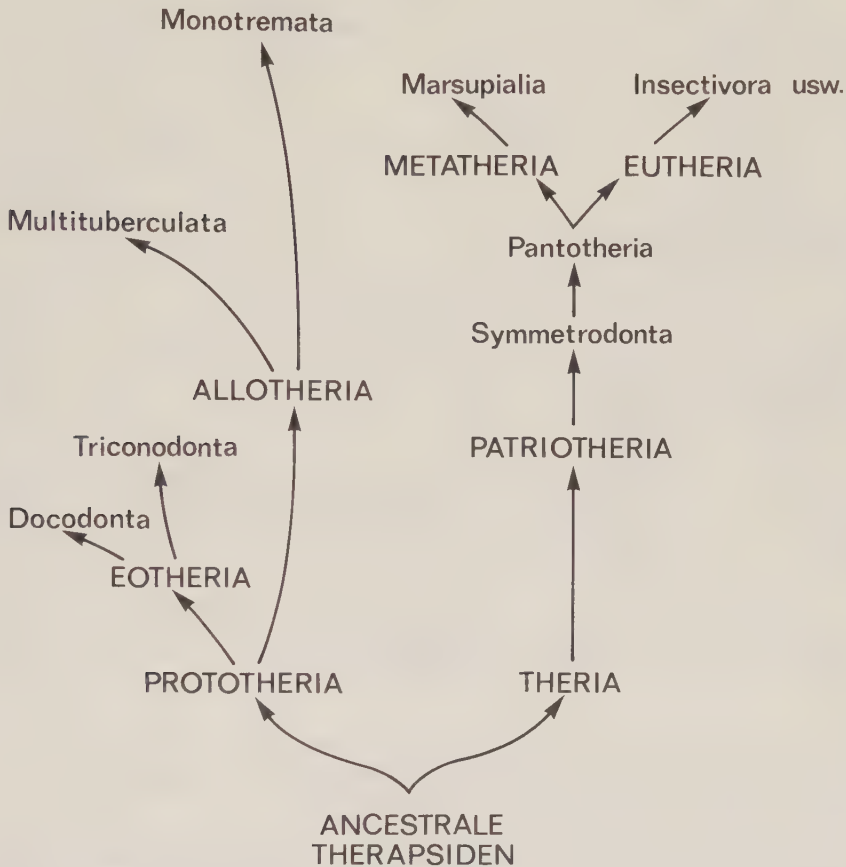


Abb. 53. Schematischer Stammbaum zur Darstellung der Evolution und der Verwandtschaftsbeziehungen der primitiven Säugetiere. Repräsentanten der angegebenen Gruppen sind nicht gezeichnet, da viele Formen nur durch unvollständige Fundstücke oder andere ungenügende Belege bekannt sind.

beiden amerikanischen Kontinenten erhalten. Südamerika scheint für viele Marsupialier des Tertiärs eine Heimstatt gewesen zu sein, als dieser Kontinent lange Zeit isoliert war; hier entwickelte sich eine Vielfalt der Beuteltiere (hauptsächlich carnivore Formen – die Unterordnungen *Polypotodonta* und *Caenolestoida*), von denen nahezu alle ausstarben, als die Landbrücke wieder hergestellt wurde und eine große Schar evoluerter Säugetiere in diesen Erdteil eindrang. Australien ist das einzige Gebiet, wo die Marsupialier eine große Blüte erreicht haben. Die geologischen Befunde sprechen dafür, daß dieser Erdteil von den übrigen Kontinenten am Ende der

Kreidezeit getrennt wurde und seither isoliert blieb. Es scheint, daß bis zu dem Zeitpunkt der Trennung kein placentaler Säuger Australien erreicht hat, und wenige sind seither dorthin gelangt (Fledermäuse und Wale hatten dabei offensichtlich keine Probleme, und auch die Ratten kamen in Australien an Land). Für die Beuteltiere gab es somit kaum Konkurrenz. Sie konnten sich ausbreiten, aufspalten und nahezu jede Adaptationsnische ausfüllen, die in anderen Regionen von placentalen Säugetieren besetzt ist.

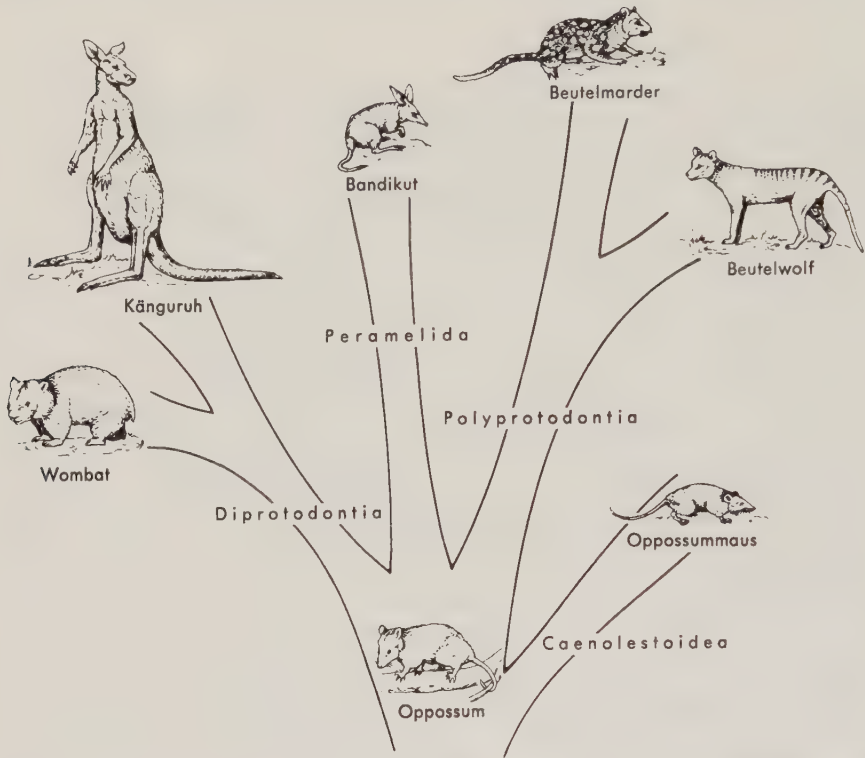


Abb. 54. Stammbaum der Beuteltiere zur Darstellung der Evolution und der Verwandtschaftsbeziehungen. Beutelratten kommen auf beiden amerikanischen Kontinenten vor, Caenolestidae nur in Südamerika. Die übrigen Gruppen gehören dem australischen Formenkreis der Marsupialia an.

Aus den altertümlichen, opossumähnlichen polyprotodonten Vorfahren gingen ziemlich unmittelbar die Raubbeutler hervor, wie die „native cats“ („Buschkatzen“ = Beutelmarder), der Beutelteufel Tasmaniens, der Beutewolf und – als Parallelbildungen zum Ameisenfresser und selbst zu den Maulwürfen anderer Kontinente – die Ameisenbeutler und die Beutelmulle.

Ein zweiter Zweig der australischen Beuteltiere, Unterordnung Diprotodonta, entwickelte meißelähnliche Schneidezähne und brachte Formen hervor, die den placentalen Nagern vergleichbar sind. So gibt es verschiedene hörnchenähnliche Beutler, selbst ein Beutelflughörnchen. Der Wombat ist den Erdhörnchen anderer Regionen, wie z. B. dem einheimischen Murmeltier, vergleichbar. Zu dieser Gruppe gehört auch der Beutelbär, Koala, der sich von den Blättern bestimmter Eukalyptusbäume ernährt. Nur in einer Richtung brachten die Marsupialia keine Parallelformen zu den Placentalia hervor – es kam nicht zur Entwicklung von Huftieren, die in ihrem

Bau Pferden, Rindern und Antilopen vergleichbar wären. Aber die Känguruhs, wie die typischen ungulaten Placentalia schnelle, grasfressende Bewohner der Ebenen, füllen nahezu den gleichen Platz in der Natur aus. Als weitere Unterordnung der Marsupialier sind die australischen Bandikuts (Beuteldachse), Peramelida, zu nennen, die etwa eine Zwischenstellung zwischen Polyprotodonta und Diprotodonta einnehmen.

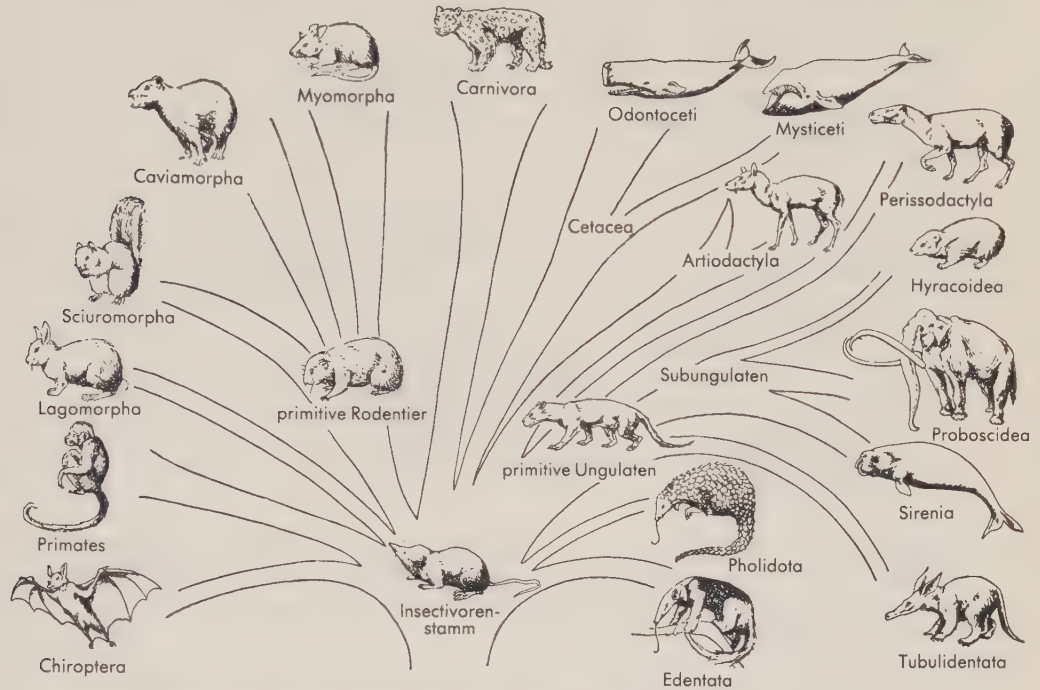


Abb. 55. Stammbaum der großen Ordnungen (und einiger Unterordnungen) der Eutheria (placental Säugetiere). Die Evolution der Primaten, der Carnivoren sowie der Unpaar- und Paarhufer ist in den Abb. 57–61 ausführlicher dargestellt.

Placental Säugetiere

Die am meisten evoluierte Gruppe der Säugetiere umfaßt die Vielzahl lebender Formen, die korrekterweise als Eutheria, „echte Säugetiere“, bezeichnet werden müssen, meist aber Placentalia genannt werden. Dieser Name leitet sich von der Tatsache her, daß bei ihnen (im Gegensatz zu den meisten Beuteltieren) eine außerordentlich leistungsfähige nutritive Verbindung zwischen Mutter und Embryo ausgebildet ist, die Placenta. Infolgedessen kann das Junge bis zur Geburt ein viel weiter fortgeschrittenes Stadium erreichen. Diese hochentwickelten Säugetiere waren bereits vorhanden (und sind durch Funde aus der oberen Kreide – wenngleich nur spärlich – bekannt), als die Dinosaurier ausstarben. Sie spalteten sich in kurzer Zeit in eine Vielzahl von Typen auf, von denen sich manche noch bis in die heutige Zeit erhalten haben. Während bei einigen anderen Gruppen der Vertebraten der Stammbaum tatsächlich baumförmig ist, mit einem Hauptstamm oder zumindest mit sich verästelnden Hauptzweigen, kann man ihn bei den placentalen Säugern eher einem großen Busch vergleichen. Die verschiedenen Ordnungen sind nur schwer in größeren

Gruppen zusammenzufassen und scheinen sich in der Mehrzahl schon in frühen Zeiten unabhängig voneinander aufgezwängt zu haben. Im folgenden wollen wir einige der Hauptgruppen der Placentalia kurz betrachten (Abb. 55). Dabei werden nicht alle bekannten (und in Anhang 1 aufgeführten) ausgestorbenen Gruppen besprochen. Von den nicht berücksichtigten Gruppen wissen wir allerdings sehr wenig, und man wird ihnen kaum begegnen, sofern man nicht Paläontologie studiert.

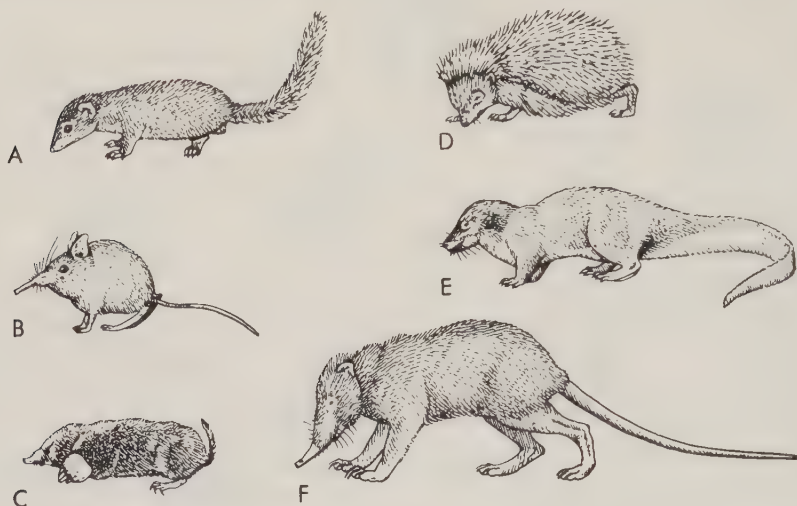


Abb. 56. Insectivoren. Trotz gewisser Unterschiede im Erscheinungsbild sind sie alle relativ klein und mehr oder weniger spitzmausähnlich. A *Tupaia* (Spitzhörnchen); B *Elephantulus* (Elefantenspitzmaus); C *Talpa* (Maulwurf); D *Erinaceus* (Igel); E *Potamogale* (Otterspitzmaus); F *Solenodon* (Schlitzrüssler, kubanische Art). (Aus THENIUS)

Die ancestralen Placentalia waren – wie die frühen Mammalia insgesamt – wohl kleine, scheue Tiere, potentielle Fleischfresser, die durch ihre geringe Größe gezwungen wurden, von kleinen Beutetieren, wie Insekten, Larven und Würmern, zu leben, und die wahrscheinlich auch vegetabilische Kost zu sich nahmen. Diese Phase des Mammalierdaseins dauerte viele Millionen Jahre, bevor die Dinosaurier schließlich ausstarben und die Säugetiere „befreit“ wurden. Diese Zeit war jedoch nicht völlig verloren. Es war, so scheint es, eine Zeit der Vorbereitung und der Übung, während der vor allem cerebrale Funktionen vervollkommen und die Fortpflanzungsprozesse weiter entwickelt wurden. Am Ende des Zeitalters der Reptilien waren hochentwickelte, wenn auch kleine placental (wie auch marsupiale) Säugetiere entstanden, die bereit waren, die Erde in Besitz zu nehmen.

Zu Beginn des Känozoikums spalteten sich die Mammalia in kurzer Zeit in eine Vielzahl von Ordnungen auf. Einige wenige Formen entfernten sich dabei in ihrem Körperbau und in ihren Verhaltensweisen nicht weit von ihren kleinen, insektenfressenden Ahnformen. Sie bildeten die Ordnung der Insectivora (Abb. 56). Die kleinen Spitzmäuse sind, zumindest was ihre Lebensgewohnheiten betrifft, ihren fernen Vorfahren recht ähnlich. In vielen Regionen sind Spitzmäuse in Wiesen und Wäldern in außerordentlich großer Zahl vorhanden. Wegen ihrer zurückgezogenen, oft nächtlichen Lebensweise kommen sie uns jedoch selten zu Gesicht. Andere allgemein bekannte Insektenfresser sind die stacheligen europäischen Igel und die Maulwürfe, die – mit mächtigen Grabextremitäten ausgestattet – die unterirdische Jagd nach Larven und Würmern aufgenommen haben. Wahrscheinlich die geringsten

Änderungen gegenüber den ancestralen Placentalia zeigen von den rezenten Säugetieren die Spitzhörnchen Ostasiens, *Tupaia*. Lange Zeit hatte man angenommen, daß diese reizvollen kleinen Tiere sich eng an die Vorfahren der Primaten anschließen. Nunmehr scheint dies weniger wahrscheinlich, obwohl sie den Ahnformen der höheren Säugetiere insgesamt recht nahe stehen dürften.

Die Pelzflatterer, *Dermoptera*, werden von uns in Anhang 1 als Unterordnung der *Insectivora* aufgeführt. Die Mehrzahl der Autoren betrachtet diese mit zwei Arten in Südostasien lebende Gruppe allerdings als selbständige Ordnung. Eine Fallschirmhaut, die jederseits vom Hals bis zum Schwanz zieht und die Extremitäten einschließt, verleiht diesen stammesgeschichtlich sehr alten, bereits im Paleozän nachgewiesenen Tieren die Fähigkeit zu ausgedehnten Gleitflügen (etwa 70 m). Obwohl der deutsche Name „Flattermaki“ und auch die englische Bezeichnung „flying lemur“ dies vermuten lassen, ist die den *Insectivora* zumindest sehr nahestehende Gruppe mit den Halbaffen nicht enger verwandt.

Von insektivoren Ahnformen stammt eine große Gruppe der *Mammalia* ab, die eine echte Flugfähigkeit erlangt hat – die Fledermäuse, welche die Ordnung der *Chiroptera* bilden. Die Flughaut dieser Formen unterscheidet sich von den Flügeln der Pterosaurier und der Vögel dadurch, daß hier eine häutige Membran durch vier der fünf Finger versteift wird. Die Mehrzahl der Fledermäuse (Unterordnung *Microchiroptera*) ist insektivor geblieben. Eine große Gruppe jedoch, die in den Tropen reich vertreten ist (Unterordnung *Macrochiroptera*), besteht aus verhältnismäßig großen Fruchtfressern.

Primates

Diese Ordnung, zu der auch der Mensch gehört, ist ein früher Sproß des Insektivorenstammes. Die Bindung ist in der Tat so eng, daß noch nicht entschieden werden kann, zu welcher der beiden Ordnungen bestimmte fossile und rezente Formen gerechnet werden sollen. Es ist anzunehmen, daß die primitiven Mammalier bis zu einem gewissen Grade auf Bäumen lebten. Diese Lebensweise war bei den frühen Primaten besonders ausgeprägt und scheint für die Entwicklung vieler bedeutungsvoller Merkmale verantwortlich, so (1) der Behendigkeit und der Koordination der Körperbewegungen; (2) der Fähigkeit, mit Hilfe einer greifenden Extremität zu klettern, die uns schließlich das nützlichste aller „Werkzeuge“, die Hand, beschert hat, und (3) der hohen Entwicklung des Sehvermögens, das für das arborikole Leben so notwendig ist, mit einer gleichzeitigen Rückbildung des Geruchssinns. Am wichtigsten von alledem ist die hohe Entwicklungsstufe des Gehirns, des herausragenden Kennzeichens der höheren Primaten. Sie scheint eng mit den Notwendigkeiten und Gegebenheiten korreliert, die aus einer arborikolen Lebensweise hervorgehen.

Die niedersten, unzweifelhaft zu den Primaten gerechneten heute lebenden Formen sind die Lemuren (Unterordnung *Lemuroidea*, Abb. 57), die in der Isolation Madagaskars immer noch ihre Blütezeit erleben und gegenüber ihren früheren Ahnen aus dem Känozoikum wenig verändert sind. Die vierfüßigen, arborikolen Formen haben ein dichtes Fell, ein relativ schlechtes Sehvermögen und eine Nase, die eine typische Säugerschnauze bildet. Gewisse ausgestorbene Formen, in einer eigenen Unterordnung *Plesiadapoidea* zusammengefaßt, waren ebenfalls primitiv, zeigten aber bestimmte nagertypische Merkmale, so z. B. die zu meißelartigen Nagezähnen umgebildeten Incisivi.

Ein „Schritt nach vorn“ wird heute durch ein merkwürdiges, kleines Tier des Malaiischen Archipels repräsentiert, den Koboldmaki, *Tarsius* (Unterordnung *Tarsioidae*). Die rezenten Vertreter sind in gewissen Merkmalen spezialisiert, z. B. in der starken Verlängerung der Fußwurzelknochen, der die Gattung ihren Namen

verdankt (Tarsus = Fußwurzel) und die eine Anpassung an ihre springende Lebensweise darstellt. In vieler Hinsicht noch durchaus lemurhaft, zeigt *Tarsius* in anderen Merkmalen – wie etwa dem ausgezeichneten Sehvermögen und der Reduktion der äußeren Nase zu einem kleinen Knopf – deutliche Züge einer Höherentwicklung.

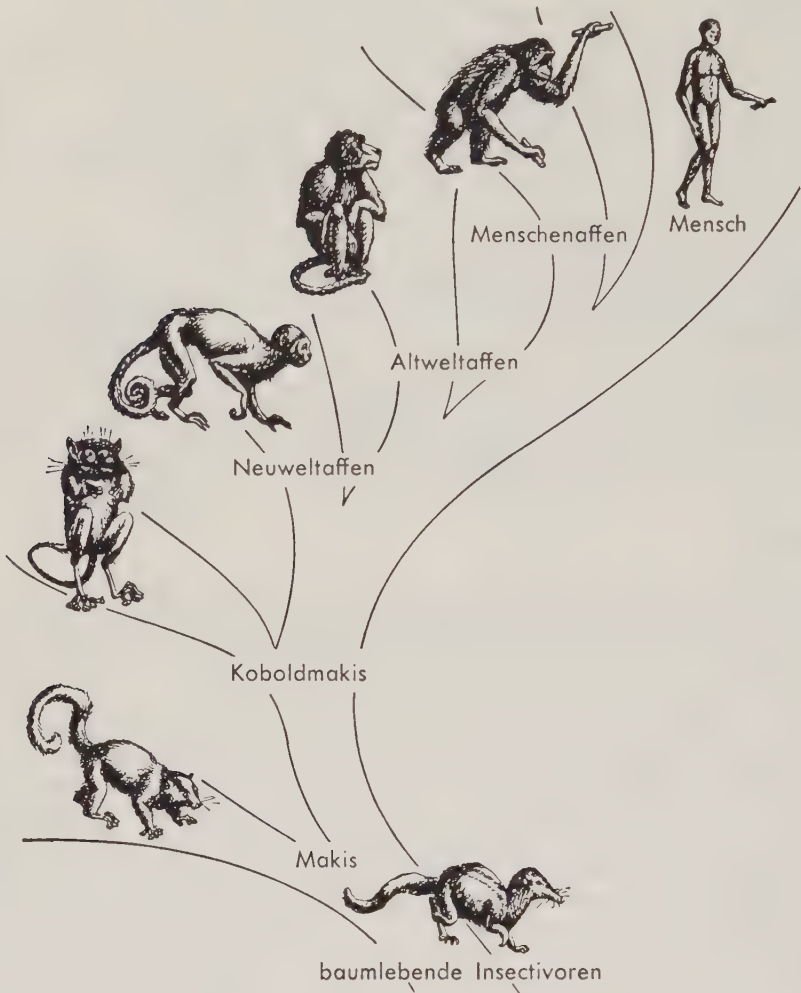


Abb. 57. Vereinfachter Stammbaum der Primaten. (Aus ROMER, The Vertebrate Story)

Die höhere Stufe der Primatenevolution wird durch die Simiae verkörpert, die cynomorphen Affen, die Menschenaffen und den Menschen. Obwohl der Mensch auf seine geistigen Errungenschaften stolz sein kann, sind die anatomischen Differenzen zwischen den verschiedenen Mitgliedern dieser Gruppe gering und beruhen größtenteils auf Proportionsunterschieden der einzelnen Bauelemente oder eindeutigen Anpassungen – so sind z. B. die typisch menschlichen Merkmale hinsichtlich Haltung und Krümmungsform der Wirbelsäule sowie der Ausbildung der Hinterextremitäten mit dem aufrechten Gang verknüpft. Bei allen diesen höheren Primaten sind die Endhirnhemisphären verhältnismäßig groß, das Sehvermögen ist gut entwickelt, die

Nase rückgebildet, und die Hände sind zu Greiforganen geworden. Von einer Tarsius-ähnlichen Stammform sind unabhängig voneinander zwei verschiedene Gruppen der Simiae hervorgegangen. Die eine, die Platyrrhinen (Unterordnung Platyrrhini), sind in Südamerika verbreitet, wo sie durch eine Vielzahl von Formen repräsentiert werden, z. B. durch die Kapuzineraffen, die früher vielfach die Drehorgelspieler begleiteten (später wurden sie bei uns meist von den Meerkatzen abgelöst), und die kleinen Marmosetten. (Beiläufig sei erwähnt, daß nur unter den südamerikanischen Affen ein Greifschwanz ausgebildet wurde.) Eine zweite Gruppe der höheren Primaten, die Catarrhinen (Unterordnung Catarrhini), entstand in der Alten Welt. Hierzu gehören als primitivere Vertreter die Meerkatzen, Paviane, Makaken und Schlankaffen Afrikas und Asiens. Zu den höher entwickelten Catarrhinen, den Menschenaffen, rechnen wir die Gibbons, den Orang-Utan, Schimpansen und Gorilla. Alle Menschenaffen sind relativ groß und besitzen keinen Schwanz mehr. Die morphologische Ähnlichkeit der beiden letztgenannten Formen mit dem Menschen ist an manchen Punkten recht deutlich, obwohl weder Schimpanse noch Gorilla eine Ahnform des Menschen darstellen. Der Gibbon bewegt sich gleich einem Luftakrobaten durch das Gezweig, und auch der Orang lebt als ausgezeichnete Schwingkletterer in den Bäumen. Bei den Schimpansen ist die Spezialisierung für das Baumleben weniger ausgeprägt, und manche Gorillas sind, wenn auch als Quadrupeden, nahezu vollständig terrestrisch geworden. Der Mensch ist schließlich das fünfte Mitglied in der Gruppe der Hominoidea. Seine äffischen Vorformen sind (vielleicht schon im Oligozän) zu bodenlebenden und danach zu bipeden Lebewesen geworden, aber der Mensch trägt die Strukturmerkmale tief eingepreßt, die seine „Urahnen“ während des langen ancestralen Aufenthaltes in den Bäumen erworben haben. Wir kennen unseren eigenen Stammbaum noch nicht lückenlos, doch überbrücken die in neuerer Zeit entdeckten fossilen Prähomininen Süd- und Ostafrikas (Australopithecinae) zumindest einen Teil der Kluft, die zwischen dem Menschen und seinen Simier-Verwandten besteht.

Carnivora

Die Insectivora waren potentielle Fleischfresser. Mit der Entwicklung zahlreicher, mehr „harmloser“ Spielarten der Säugetiere gingen bald auch aus der Stammgruppe der primitiven Placentalia räuberische Typen hervor (Abb. 58). Alle rezenten Carnivoren werden in der Ordnung Carnivora zusammengefaßt. Die Fleischfresser des frühen Tertiärs gehörten jedoch einer anderen Gruppe an, die gegenwärtig als eine eigene Ordnung, Creodonta, angesehen wird. Diese Formen dürften verhältnismäßig langsame, plumpe, ungeschickte, der Umwelt gegenüber wenig erfolgreiche und, so scheint es, stupide Tiere gewesen sein. Sie nahmen bald an Zahl ab, verschwanden schließlich und machten den Platz frei für die eigentlichen Stammformen der Carnivora. Die heutigen terrestrischen Carnivoren (Unterordnung Fissipedia) können im wesentlichen in zwei große Gruppen unterteilt werden: die Zwischenordnung der Hundeartigen (Arctoidea [Canoidea]) und der Katzenartigen (Aeluroidea [Feloidea]), für die Hund und Katze jeweils als wohlbekanntes Beispiel gelten mögen, während die Marder bzw. Schleichkatzen primitivere Vertreter der beiden Gruppen repräsentieren. Eine dritte Gruppe, die Zwischenordnung Miacoidea, schließt verschiedene ausgestorbene ancestrale Formen ein.

Viele Angehörige der Marderfamilie sind klein und kurzbeinig. Sie zeigen oft eine rein carnivore Lebensweise und scheinen primitive Mitglieder der „Hunde“-Gruppe (Zwischenordnung Arctoidea) zu sein. In der Familie der Marder haben sich jedoch zahlreiche Formen entwickelt, die sich in ihrem Verhalten und ihrer Ernährung unterscheiden: Dachse, Skunke, Ottern, darunter auch eine marine Form, der

Seeotter des Pazifiks. Die Familie der Hunde (Canidae) repräsentiert einen terrestrischen Typ, der seine Beute hetzt und jagt, und wird durch Wölfe, Schakale, Füchse und andere hundeähnliche Formen vertreten. Der Waschbär gehört ebenfalls zur Zwischenordnung der Arctoidea, ist allerdings ein beständig baumlebendes Tier mit omnivorer Ernährungsweise. Zur gleichen Familie, den Kleinbären, rechnen wir mehrere amerikanische Verwandte (u. a. Nasenbär, Katzenfrett und Wickelbär) und die eigenartigen asiatischen Kleinbären Kleiner Panda (Katzenbär) und Riesenpanda (Bambusbär). Die Bären sind die Mitglieder der Zwischenordnung der Hundeartigen,

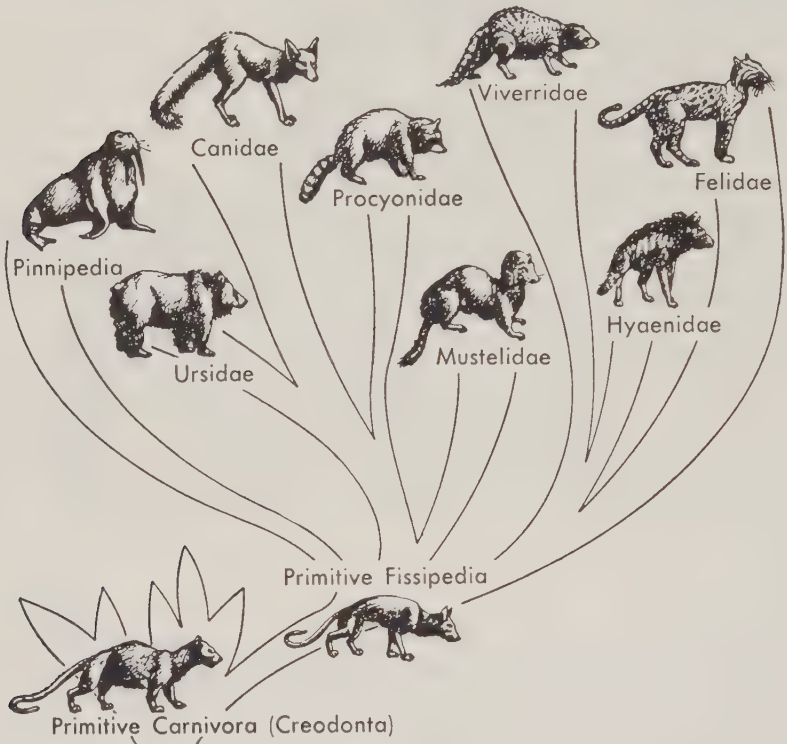


Abb. 58. Vereinfachter Stammbaum der Carnivoren. (Aus ROMER, The Vertebrate Story)

die sich am weitesten von den ancestralen Verhältnissen entfernt haben. Diese tapsigen Gesellen haben sich (mit Ausnahme der Eisbären) von der carnivoren Ernährung abgewandt und eine gemischte, jedoch hauptsächlich herbivore Kost angenommen. Der Riesenpanda, der äußerlich eher einem Bären ähnlich sieht als einem Waschbär, ist vollständig herbivor.

In der Zwischenordnung der Katzenartigen (Aeluroidea) scheinen die Schleichkatzen (die Zibethkatzen und ihre Verwandten) eine gleich primitive Position einzunehmen wie die Marderfamilie bei den Hundeartigen. Diese vielgestaltigen Formen sind hauptsächlich Bewohner der tropischen Wälder der Alten Welt und dem Leser wenig vertraut. Ihr bekanntester Vertreter ist der Mungo. Die wenig reizvollen Hyänen sind gewissermaßen übergroße Abkömmlinge der Schleichkatzen, äußerlich diesen kaum ähnlich. Sie ernähren sich zwar hauptsächlich von Aas, machen jedoch auch erfolgreich Jagd auf Kleintiere. Der Erdwolf, *Proteles*, ein aberranter Vertreter der Familie Hyaenidae, hat sich zum Termitenfresser spezialisiert. Die Feliden bilden

die am höchsten spezialisierte Gruppe der Aeluroidea. Die Katzen beschleichen ihre Beute und springen ihr Opfer an, anstatt es wie die Hunde zu jagen. Das Gebiß ist durch die Ausbildung von Fang- und Reißzähnen in besonderer Weise spezialisiert, und in der Natur sind die Katzen reine Fleischfresser. Die meisten der heute lebenden Vertreter der Feliden – wie Löwe, Tiger, Leopard usw. – sind einander recht ähnlich gebaut; der ausgestorbene Säbelzahn tiger ist wegen der übermäßig großen Ausbildung der Eckzähne erwähnenswert (s. Abb. 240 A, S. 313).

Nach den terrestrischen Carnivoren müssen wir nun noch kurz auf die zweite Unterordnung der Carnivora, die marinen Pinnipedia, eingehen. Zu ihnen gehören Ohrenrobber und Seehunde, beides Fleischfresser, sowie die mächtigen Walrosse, die mit ihren zu riesigen Hauern vergrößerten Stoßzähnen den Meeresboden nach Muscheln umgraben, die sie mit den stumpfen Molaren zerbrechen. Die Pinnipedier haben sich in der Mitte des Tertiärs aus den landlebenden Carnivoren entwickelt. Neben anderen Anpassungen an das marine Leben sind bei ihnen die Extremitäten zu „Flossen“ umgewandelt; die nach rückwärts gerichteten Hinterextremitäten ersetzen den rückgebildeten Schwanz als Schwimmorgan.

Ungulata

In das Tertiär fällt auch die Entwicklung zahlreicher Formen von oft beträchtlicher Körpergröße, die eine herbivore Ernährungsweise annahmen und ein Gebiß mit Mahlzähnen zum Zerkleinern der vegetabilischen Nahrung entwickelten. Die evoluierten Formen wurden immer mehr zu schnellen Läufern, deren Gliedmaßen durch die Verlängerung von Mittelhand- und Mittelfußknochen und die Umordnung der Skeletelemente in Hand- und Fußregion gewissermaßen länger wurden. Hierbei richteten sie sich zunehmend auf die Spitzen der Zehen auf, deren Zahl meist reduziert ist. Die Krallen der primitiven Mammalia wurden im allgemeinen durch Hufe ersetzt, weshalb diese Herbivoren als „Ungulata“ bezeichnet werden.

Obwohl die verschiedenen Ungulatentypen einige gemeinsame Charakterzüge aufweisen, ist es völlig ungewiß, ob alle Ungulatenstämme aus einer gemeinsamen Wurzel entstanden sind. Allzuoft finden wir in Veröffentlichungen die Feststellung, daß „der Ungulat“ diese und jene physiologischen oder anatomischen Merkmale aufweise. Sie ist wertlos, wenn nicht genau angegeben wird, welcher Ungulatentyp gemeint ist; eine Kuh dürfte mit einem Löwen genauso nahe verwandt sein wie mit einem Pferd.

In der Frühphase des Zeitalters der Säugetiere traten in einem kurzen Zeitraum viele Huftiere von recht verschiedenen, jedoch archaischen Typen auf; die meisten verschwanden sehr schnell wieder und brauchen uns hier nicht zu beschäftigen. Unter diesen archaischen Formen kommt den Condylarthra als der Stammgruppe der Ungulaten besondere Bedeutung zu. Sie waren auch den Ahnformen der Carnivora eng verwandt, so daß beide Gruppen bei Beginn ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung schwer zu unterscheiden waren. Die ausgestorbenen Ordnungen brachten große, plumpe, mehr oder weniger nashornähnliche Formen hervor. Eine Reihe dieser Ordnungen entwickelte sich in Südamerika, wo bis zum Pleistozän Vertreter „höherer“ Huftiergruppen fehlen. Abb. 59 zeigt uns eine Auswahl dieser archaischen Ungulaten.

Die dominierenden Ungulaten des späteren Känozoikums und der gegenwärtigen Periode der Erdgeschichte gehören zu zwei recht verschiedenen Ordnungen, die durch Pferd und Rind charakterisiert werden – die Ordnungen Perissodactyla und Artiodactyla, mit den Populärnamen Unpaarzeher und Paarzeher.

Das entscheidende Kriterium war bei den Perissodactyla (Abb. 60) die frühe Reduktion der Zehen von fünf auf drei und die weitere Rückbildung bei den späteren

Pferden zu einem einzehigen oder monodactylen Zustand (s. S. 214 u. 218). Primitivformen wie etwa das kleine *Hyracotherium* (häufig, wenn auch nicht korrekt als *Eohippus* bezeichnet), das nicht nur ein „Morgenröte-Pferd“ war, sondern auch den Ahnen der ganzen Ordnung nahestand, hatten am Hinterfuß nur noch drei Zehen, während am Vorderfuß lediglich der Daumen fehlte. Die frühen Perissodactyla waren Pflanzenfresser, die von einer relativ weichen Nahrung in Wäldern und Waldlichtungen lebten. Im mittleren Tertiär wechselten die Vertreter der Pferdereihe allmählich

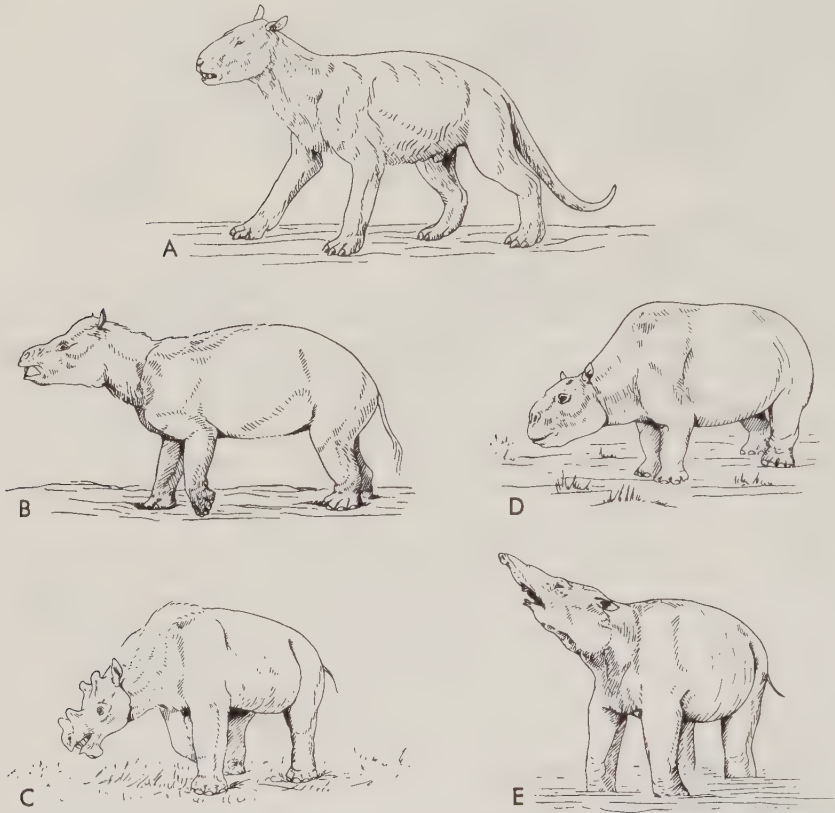


Abb. 59. Verschiedene archaische Ungulaten (Verkleinerung in den einzelnen Zeichnungen sehr unterschiedlich). A *Phenacodus*, Ordnung Condylarthra; B *Coryphodon*, Ordnung Pantodonta; C *Uintatherium*, Ordnung Dinocerata; D *Toxodon*, Ordnung Notoungulata; E *Pyrotherium*, Ordnung Pyrotheria. (Aus KURTÉN)

auf die sich ausbreitenden Grassteppen über und entwickelten hochkronige Zähne, mit denen sie eine aus Gräsern und Körnern bestehende Kost bewältigen konnten. Die Zahl der Zehen war an jedem Fuß auf drei reduziert. Bei Formen, die der rezenten Gattung *Equus* näherstehen, wurde schließlich ein einzehiger Zustand erreicht. Die Mittelzehe blieb allein übrig. Die Tapire der Tropengebiete der Alten und der Neuen Welt lebten weiterhin von Blätternahrung. Sie haben sich, wenngleich sie größer wurden, wenig von der Lebensweise der frühen Perissodactyla entfernt. Unter den ausgestorbenen Unpaarhufern finden wir stärkere Abweichungen im Körperbau bei

den großen, plumpen, gehörnten Titanotheriidae und den grotesk gestalteten Chalicotheriidae, bei denen ein etwa pferdeähnlicher Körper und mit mächtigen Krallen bewehrte Füße miteinander kombiniert waren. (Die Krallen dienten vielleicht zum Ausgraben von Pflanzenknollen). Trotz ihrer außerordentlichen Größe waren die Nashörner erfolgreicher, die im Laufe ihrer Phylogenese hornähnliche Bildungen als Abwehrwaffen entwickelten. Während sie einst formenreich und weitverbreitet waren, sind sie heute nur noch durch einige wenige Arten in den Tropen der Alten Welt vertreten. Nashörner werden oft als plump beschrieben und mögen in Zoologischen Gärten auch so erscheinen. Wer sie jedoch in ihrer natürlichen Umwelt beobachten konnte oder gar von ihnen angegriffen wurde, wird dem gewiß nicht zustimmen.

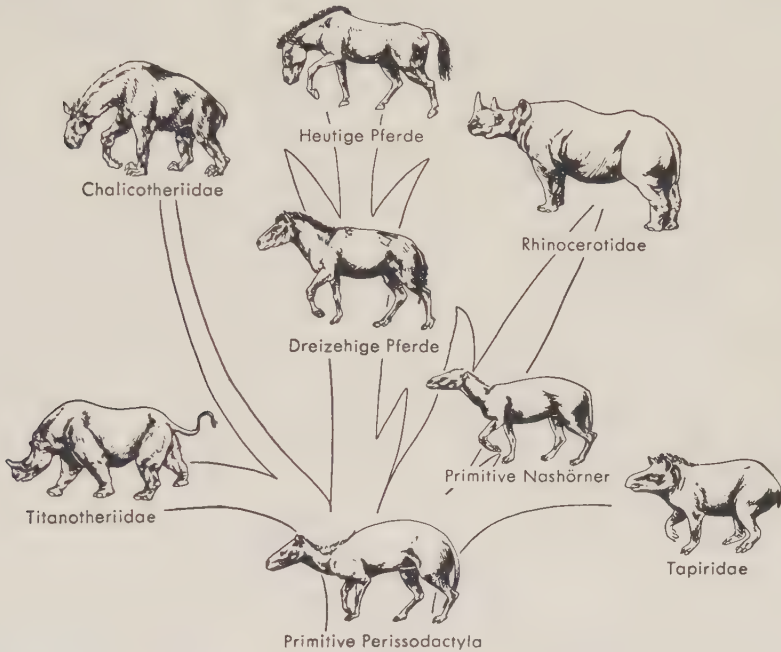


Abb. 60. Vereinfachter Stammbaum der unpaarzehigen Ungulaten, der Perissodactyla.

Die Perissodactyla hatten ihre Blütezeit in dem frühesten Abschnitt des Zeitalters der Mammalia, heute sind sie jedoch auf verhältnismäßig wenige Species der drei Typen – Pferde, Tapire, Nashörner – reduziert. Ganz im Gegensatz dazu steht die Stammesgeschichte der Ordnung der Artiodactyla (Abb. 61). Die Paarhufer waren im frühen Tertiär selten, wurden in der Folgezeit allmählich zahlreicher und sind heute weit verbreitet. Bei diesen Formen begann die Reduktion der Zehen mit dem Verlust des „Daumens“ bzw. der „Großzehe“, so daß ein vierzehiger Fuß entstand. Von diesen vier Zehen wurden die innere und die äußere allmählich rückgebildet oder verschwanden völlig, dritte und vierte Zehe blieben erhalten. Sie bilden den sogenannten „gespaltenen Huf“, der die Artiodactyla kennzeichnet. Die Schweine der Alten Welt und die verwandten Pekaris Amerikas sind relativ primitive Typen mit omnivorer Ernährungsweise. Allesfresser waren auch die ausgestorbenen „giant hogs“ (Entelodontidae), die den Schweinen ähnlich sahen, deren Schädel aber bis zu einem Meter lang waren. *Hippopotamus* (Flußpferd) ist ein schwerfälliger amphibisch lebender Vetter der Schweine, ein Pflanzenfresser. Die erfolgreichsten

Artiodactyla wurden rein herbivor und entwickelten eine Reihe Mahlzähne mit charakteristischen halbmondförmigen Leisten (Jochs, s. S. 316). Gleichzeitig wurde in Zusammenhang mit der Einrichtung des Wiederkäuens (Rumination, s. S. 345) ein mehrkammeriger Magen für die Aufbereitung der Pflanzennahrung ausgebildet. Die Kamele, die in Nordamerika entstanden, sich aber nun auf die Alte Welt und (als Lamas) auf Südamerika beschränken, sind relativ primitive Wiederkäuer. Die am meisten evoluierten Artiodactyla sind die Pecora, behende, schnellfüßige Ungulaten, mit einem hochentwickelten Wiederkäuermagen. Ihr Kopf ist im allgemeinen mit

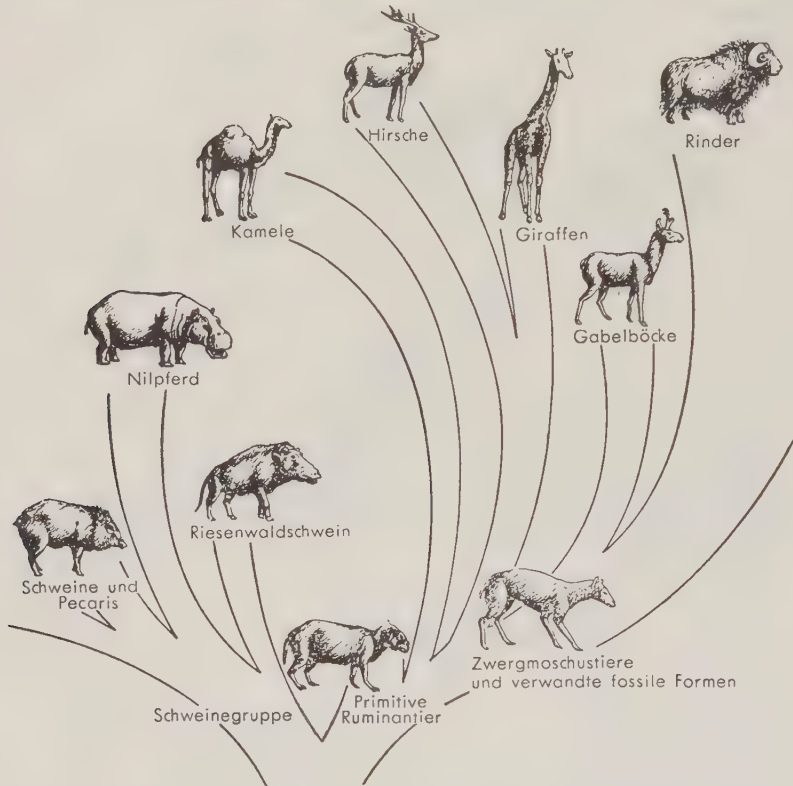


Abb. 61. Vereinfachter Stammbaum der paarzehigen Ungulaten, der Artiodactyla. Die Ordnung ist in zwei große Gruppen geschieden, die Nonruminantia, zu denen die Schweine, Flusspferde und die ausgestorbenen Riesenwaldschweine gehören, und die Ruminantia (Wiederkäuer). Die kleinen Zwergmoschustiere und ihre fossilen Verwandten im tropischen Afrika und in Südasien sind den Vorfahren der evoluierten Ruminantia eng verwandt. (Aus ROMER, The Vertebrate Story)

irgendeiner Art Gehörn oder Geweih bewehrt. Hirsche und Giraffen sind verhältnismäßig primitive Pflanzenfresser. Viel zahlreicher sind die „Rinderartigen“ (Bovidae), die zum größten Teil (parallel zu den Pferden) zu grasfressenden Steppenbewohnern geworden sind. Rind, Schaf und Ziege sind bekannte, domestizierte Boviden. Für eine große Zahl anderer Formen, welche die Tropen der Alten Welt bewohnen, besitzen wir keine gebräuchlichen spezifischen Namen und fassen sie meist als „Antilopen“ zusammen. Als letzte Vertreter der Ruminantia müssen wir schließlich noch die Gabelböcke der westamerikanischen Prärien erwähnen, die sich, in einer gewissen Parallele zu den echten Antilopen, in der Neuen Welt erhalten haben.

Subungulata

Als Subungulaten faßt man gewöhnlich eine Reihe von Ordnungen zusammen, die wahrscheinlich in Afrika entstanden sind und wohl am besten als aberrante Zweige eines primitiven Ungulatenstammes angesehen werden (Abb. 55). Die kleinen Klippschliefer – Ordnung Hyracoidea, die „Kaninchen“ der Bibel – sind zwar in Hinblick auf ihre Größe, Körperform und ihr Verhalten den Kaninchen ziemlich ähnlich (allerdings kurzohrig und z.T. größer, einige leben auf Bäumen), werden jedoch durch ihre hufähnlichen Nägel eindeutig als Ungulaten charakterisiert, deren Stammbaum in das frühe afrikanische Tertiär zurückreicht. Sie haben sich indessen strukturell nie weiter entwickelt und sich niemals über Afrika und das Mittelmeergebiet hinaus ausgebreitet. So seltsam es klingen mag, so zeigen diese kleinen Tiere doch gewisse anatomische Merkmale, die sie mit zwei anderen, ganz abweichend gestalteten Gruppen (sowie möglicherweise mit weiteren ausgestorbenen Ordnungen bisher unsicherer verwandtschaftlicher Zuordnung) verbinden – den Elefanten und den Seekühe.

Die Proboscidea (deren Name sich von ihrem Rüssel ableitet) sind heute nur noch durch zwei „Typen“ der Elefanten vertreten, die in Afrika und im südlichen Asien leben. Ihre Geschichte ist jedoch lang und wandlungsreich. Die älteren Typen bezeichnet man als Mastodonten. Die primitivste bisher bekannte Form aus dem Eozän Ägyptens war für ihre Zeit recht groß – vergleichbar etwa einem großen Schwein – mit zu Stoßzähnen umgewandelten zweiten Schneidezähnen und einer Reihe als Mahlzähne ausgebildeter Backenzähne in Ober- und Unterkiefer. Später nahmen die Mastodonten schnell an Größe zu. Ihre Kiefer (vor allem die Unterkiefer) verlängerten sich beträchtlich und trugen oben und unten kurze Stoßzähne. In der Folgezeit verkürzte sich die Unterkiefersymphyse wieder, die oberen Stoßzähne jedoch begannen – anscheinend als Kompensation – länger zu werden, und vielleicht entwickelte sich bei diesen Formen das charakteristische Bild des Kopfes mit Stoßzähnen und Rüssel, das wir bei den heutigen Elefanten beobachten. In der Zwischenzeit hatten sich die Mastodonten von der Mitte des Tertiärs an weit über Eurasien und vielleicht auch über die beiden amerikanischen Kontinente ausgebreitet; während der Eiszeit durchstreiften die Elefanten in einer Vielzahl von Formen, von denen die meisten als Mammute bezeichnet werden, jeden Erdteil, mit Ausnahme von Australien und Südamerika. Gegen das Ende des Pleistozäns verschwanden nahezu alle Proboscidea. Die Gründe für den plötzlichen Rückgang dieser anscheinend blühenden Ordnung der Mammalia sind rätselhaft. Sie bildeten jedoch kein größeres Geheimnis als das nahezu gleichzeitige Aussterben einer Vielzahl anderer großer Säugetiere. Eine mögliche Ursache könnte die übermäßige Bejagung durch den Menschen gewesen sein.

Es erscheint gewissermaßen als ein grober Mißbrauch des Namens, wenn man die Seekühe – Manati und Dugongs der Ordnung der Sirenia – zu den Ungulaten rechnet. Sie leben in den seichten Gewässern des Atlantischen und des Indischen Ozeans von Wasserpflanzen und sind rein aquatile Tiere, deren Vordergliedmaßen zu Paddeln umgewandelt, deren Hinterextremitäten bis auf verborgene Spuren reduziert wurden, während sich der Schwanz wiedergebildet und zu einer horizontalen Schwimmflosse umgeformt hat. Die Sirenen sind nunmehr relativ selten, waren jedoch während des größten Teiles des Tertiärs weit über die Erde verbreitet. Die ältesten fossilen Reste – viele aus dem Eozän Ägyptens – zeigen zahlreiche Ähnlichkeiten mit den primitivsten Schliefern und den Mastodonten. Sie bestärken uns in der Annahme, daß diese drei seltsamen Subungulaten Gruppen verschieden gestaltete Abkömmlinge eines gemeinsamen archaischen Ungulatenahnen sind, der in Afrika zu Beginn des Zeitalters der Mammalia lebte.

Cetacea

Obwohl die Carnivoren wie auch die Subungulaten aquatile Typen entwickelten, so ist doch keine dieser Gruppen in einem so hohen Maße für das marine Leben spezialisiert wie Wale und Delphine, welche die Ordnung *Cetacea* bilden. Ähnlich wie bei den Sirenen wurden die Vordergliedmaßen zu Flossen umgewandelt, die Hinterextremitäten verschwanden praktisch völlig, und der Schwanz ist zu einem hochentwickelten Schwimmorgan mit horizontal stehender Schwanzflosse (Fluke) geworden. Wie bei den Ichthyosauriern unter den Reptilien hat sich bei den meisten Walen wieder eine „Rückenflosse“ ausgebildet. Die Halsregion ist verkürzt, so daß ein stromlinienförmiger, spindeliger, fischähnlicher Körper „wieder“ erstand. Der Schädel ist besonders umgestaltet, denn die Nasenöffnungen haben sich nach aufwärts verlagert und bilden das „Blasloch“ auf der Oberseite des Kopfes. Die meisten Säugetiere können nicht lange unter Wasser bleiben. Die Physiologie der Wale ist jedoch so modifiziert, daß einige für fast eine Stunde untergetaucht bleiben können. Ein Großteil der Ordnung, der Tümmler, Delphine und einige wenige größere Wale einschließt, wird von zahntragenden Formen, Unterordnung *Odontoceti*, gebildet, die von tierischer Nahrung – vor allem Fischen und Tintenfischen – leben. Die allergrößten der „edlen Cetaceen“, die Bartenwale (Unterordnung *Mysticeti*), leben von der kleinsten Nahrung, den kleinen Meerestierchen, die das Plankton der Ozeane bilden. An Stelle der Zähne, die den Bartenwalen fehlen, hängen vom Mundhöhlendach in Längsreihen angeordnete, dünne Hornplatten herunter, die Barten, die das früher so begehrte Fischbein liefern. Der ausgefranzte Innenrand der Barten filtert den „Krill“, das Plankton, aus dem Wasser, und der so erzielte „Fang“ wird durch die Walzunge in den Schlund befördert. Die ältesten bekannten Wale aus dem Eozän, die *Urwale*, *Archaeoceti*, waren bereits wasserlebende Formen, aber in ihrem Körper- und Schädelbau weniger spezialisiert, und weisen auf eine Abstammung von einem primitiven Typ landlebender Carnivoren, möglicherweise auf Beziehungen zu den *Condylarthra* hin. Die Abstammung der rezenten Wale ist noch nicht geklärt.

Edentata

In vieler Hinsicht extrem abweichend gestaltet sind die Angehörigen der Ordnung *Edentata*, die sich hauptsächlich in Südamerika entwickelte und ausbreitete. Die lebenden Vertreter sind die (Baum-)Faultiere, schwerfällige, träge, baumlebende Laubfresser; die Ameisenfresser (Ameisenbären) mit ihrer lang ausgezogenen Schnauze; und die omnivoren Gürteltiere, die einen gut entwickelten Rückenpanzer besitzen. Ausgestorben sind zwei weitere Typen, die eine außergewöhnliche Größe erreichten: die Glyptodonten, Verwandte der Gürteltiere, mit einem gewölbten Rückenschild und einem gepanzerten Schwanz, und die riesigen Erdfaultiere. Die Ameisenbären sind tatsächlich zahnlos. Für die übrigen Formen ist der Ordnungsname „Zahnlose“ dagegen irreführend, denn sie besitzen zumindest eine gut entwickelte Molarenreihe (der Schmelzüberzug der Zähne ist allerdings rückgebildet). Die Gruppe entwickelte sich in Südamerika, doch drangen während der Eiszeit Erdfaultiere und Glyptodonten mit vorübergehendem Erfolg in Nordamerika ein. Jedoch blieb im Norden nur *Dasyus novemcinctus*, das Neunbindengürteltier, erhalten; der Grund für das Aussterben der großen Edentaten ist genauso rätselhaft wie im Falle des Mammuts.

Wir wollen an dieser Stelle zwei Typen der Säugetiere erwähnen, die nicht in die bisherigen Ordnungen passen. In der Vergangenheit wurden sie oft mit den südamerikanischen Edentaten zusammengestellt; aber nunmehr hat sich gezeigt, daß sie davon

ganz verschieden sind. Das Erdferkel, *Orycteropus* (Ordnung *Tubulidentata*), ist ein recht absonderlich gestaltetes afrikanisches Säugetier mit einer langen Schnauzenregion. *Manis*, das schlankköpfige Schuppentier der altweltlichen Tropen (Ordnung *Pholidota*), ist insofern einzigartig unter den Säugetieren, als es vollständig mit sich überdeckenden Hornschuppen belegt ist, die ihm annähernd das Aussehen eines lebenden Tannenzapfens verleihen. Beide Formen ernähren sich von Termiten, in deren Bau sie mit Hilfe ihrer mächtigen Krallen eindringen können. Das Erdferkel hat einige Backenzähne behalten, das Schuppentier dagegen – gleich den ameisenfressenden analogen Formen Südamerikas – seine Zähne verloren, die ihm für seine Ernährungsweise ohne Nutzen sind. Keine der beiden Formen hat irgendwelche nähere Beziehungen zu irgendeiner anderen Gruppe. Für das Erdferkel wird (trotz seiner Besonderheiten) eine entfernte Verwandtschaft mit archaischen Ungulaten vermutet. Für die Ahnenreihe des Pangolins (Schuppentier) haben wir keine Anhaltspunkte.

Rodentia

Am meisten beeindruckend unter allen *Mammalia*, sowohl was die Anzahl der Gattungen und Arten als auch die Zahl der Individuen betrifft, die Nagetiere, die Ordnung *Rodentia*. Der Schlüsselcharakter dieser Gruppe liegt in der Umbildung eines Paares vergrößerter Schneidezähne in Ober- und Unterkiefer zu einer wirksamen, meißelähnlichen Nageeinrichtung. Die Rodentier haben sich (und dafür müssen wir eigentlich dankbar sein) niemals zu fliegenden Formen oder marinen Typen entwickelt. In fast jedem bekannten terrestrischen Lebensraum bilden die Nagetiere jedoch die am meisten blühende Gruppe der Säugetiere. Die *Rodentia* haben eine große Artenvielfalt hervorgebracht und lassen sich nur schwer in entsprechenden Untergruppen zusammenfassen. Allerdings heben sich aus der Formenmannigfaltigkeit drei große Gruppen heraus, denen man den Rang von Unterordnungen zuerkennt: (1) die *Sciuromorpha* (Hörnchenverwandte) bilden eine verhältnismäßig kleine, aber wohlbekannte Gruppe, zu der die Eichhörnchen, die Murmeltiere, die Präriehunde, die verschiedenen Taschenratten und Taschenmäuse gehören und zu der von manchen Autoren auch die Biber gerechnet werden. (2) Das Meerschweinchen ist ein repräsentativer Vertreter der großen zweiten Unterordnung, der *Caviomorpha* (Meerschweinchenverwandte), welche die Mehrzahl der südamerikanischen Nager einschließen. Die nordamerikanischen Stachelschweine, die Baumstachler, scheinen südamerikanischer Herkunft. Das eurasische Stachelschwein und einige andere altweltliche Nagetiere wurden oft als Verwandte der vorgenannten Gruppe angesehen. Nach der derzeit vorherrschenden Meinung müssen wir in den Ähnlichkeiten jedoch eher Parallelbildungen sehen. (3) Die Nagetiergruppe, welche die höchste Blüte erreichte, sind die Ratten und die Mäuse (*Myomorpha*), die überall verbreitet sind. Ein Hinweis für ihre Anpassungsfähigkeit ist die Tatsache, daß zu ihnen die einzigen terrestrischen Placentalia gehören, die Australien vor dem Menschen erreichen konnten.

Lagomorpha

Die Ordnung *Lagomorpha* ist klein, sie schließt Hasen, Kaninchen und Pfeifhasen ein. Früher wurden diese Formen zu den Rodentiern gerechnet, weil sie, ebenso wie jene Gruppe, meißelartige Schneidezähne besitzen. Aber sonst besteht keine Ähnlichkeit. Darüber hinaus haben die *Lagomorpha* zwei statt ein Paar oberer Schneidezähne. Obwohl von Kennern der rezenten und der fossilen Säugetiere seit Jahrzehnten das Fehlen von Verwandtschaftsbeziehungen immer wieder betont

wurde, beschreiben Biologen, welche die Tierwelt nicht kennen, auch heute noch Merkmale oder Funktionen, die sie bei Kaninchen oder Hasen gefunden haben, als charakteristisch für „die Nagetiere“.

Unsere kurze Übersicht über die Welt der Wirbeltiere hat uns gezeigt, daß der Aufstieg vieler Gruppen zu einer Phase des Blühens und Gedeihens von einem Niedergang gefolgt wird, der zum Aussterben oder doch zu einem Punkte führt, wo heute nur wenige, oft abweichend gestaltete oder rückgebildete Reliktformen übrigbleiben. Die größte Blüte erleben derzeit die Teleosteer, die Vögel und die placentalen Säugetiere. Für die Zukunft können wir nur Mutmaßungen anstellen. Sehen wir jedoch von dem Schaden ab, den der Mensch sich selbst und seinen Wirbeltiergefährten durch seine oft unüberlegte und fehlerhafte Form der Nutzbarmachung der Naturkräfte zufügen kann, so scheint es, daß die progressiven Teleosteer noch lange die Meere beherrschen werden, die Vögel den Luftraum und die Placentalia die Erdoberfläche. Welche Placentalia? Wir meinen natürlich, der Mensch. In Augenblicken eines pessimistischen Realismus jedoch sollte man auch an die Möglichkeit denken, daß die widerstandsfähigen, fruchtbaren und anpassungsfähigen Nagetiere einmal die Herrschaft über diese Erde antreten könnten.

4 Zellen und Gewebe

Obwohl die Studienobjekte der vergleichenden Anatomie und Physiologie der Wirbeltiere – die Organe und Organsysteme – im allgemeinen im makroskopischen Größenbereich liegen, dürfen wir nicht vergessen, daß sie aus Geweben zusammengesetzt sind und diese wiederum aus Zellen, welche die Grundeinheiten der lebendigen Substanz des Organismus darstellen. Aus ihnen und durch sie wird der ganze Körper aufgebaut. Die Kenntnis von Struktur und Funktion der Zellen und Gewebe ist somit eine Grundlage für das Studium der Biologie. Wir wollen deshalb hier die wichtigsten Befunde der Zellen- und Gewebelehre kurz betrachten und damit das Basiswissen erwerben, um die viel komplexeren Strukturen leichter zu verstehen, mit denen wir uns in diesem Buch in erster Linie beschäftigen. Die ungestörte Funktion der Organe des Körpers hängt in entscheidendem Maße von der geordneten Tätigkeit der Zellen ab, aus denen sie zusammengesetzt sind. Umgekehrt tragen die verschiedenen Organsysteme fast alle direkt oder indirekt dazu bei, den Zellen die für die Lebensprozesse notwendigen Stoffe zu liefern und ihnen ein passendes Milieu zu erhalten. Jede Zelle lebt ihr eigenes Leben, hängt aber hinsichtlich ihrer weiteren Existenz von anderen Zellen und Geweben ab, und jede leistet ihrerseits wieder ihren Beitrag zum Wohle des ganzen Organismus.

Chemische Bausteine

Bau und Funktion des Wirbeltierorganismus sind vor allem darauf abgestimmt, jene Baustoffe aufzunehmen, umzuformen und sie jeder Zelle zuzuführen, die für den Aufbau und die Erhaltung des Protoplasmas benötigt werden. Jede Zelle soll zu ihrer spezifischen Leistung im Organismus befähigt und gleichzeitig in die Lage versetzt werden, die dabei entstehenden Stoffwechselprodukte abzugeben. Aus diesem Grunde muß man den chemischen Aufbau und die Reaktionsweisen der verschiedenen Stoffgruppen und Moleküle kennen, aus denen der Organismus besteht. Die Biochemie ist jedoch ein eigenständiges und umfangreiches Wissensgebiet, dessen Darstellung – selbst in vereinfachter und komprimierter Form – den Rahmen dieses Lehrbuches sprengen würde.

Feinbau und Funktion der Zelle

Die Zell(grupp)en des Körpers sind verständlicherweise in ihrem Bau und in ihren Funktionen sehr verschieden. Z. B. bestehen zwischen Leberzellen und Nervenzellen in Zellform und -aktivitäten außerordentliche Differenzen. Trotz dieser Unterschiede lassen sich für alle Zellen ein gemeinsamer Grundbauplan und übereinstimmende Elementarfunktionen angeben.

Der allgemeine „Bauplan“ der Zelle ist bereits im lichtmikroskopischen Bild erkennbar, wenngleich für die Darstellung weiterer Einzelheiten aus dem Bereich der

Ultrastruktur das Auflösungsvermögen des Elektronenmikroskops erforderlich ist (Abb. 62). Im Inneren der Zelle liegt (oft zentral) der Kern, *Nucleus*. Er enthält leicht anfärbbares, d. h. chromatisches Material, dessen chemische Bausteine Desoxyribonukleinsäuren (DNS, DNA) sind. In der Initialphase der (indirekten) Zellteilung entstehen aus dem Chromatin durch Kondensierung und Spiralisierung in bestimmter Zahl die sichtbaren *Chromosomen*, paarige, stäbchenartige Bildungen. Jedes Chromosom teilt sich der Länge nach, so daß als Folge der Zellteilung jede Tochterzelle einen vollständigen Chromosomensatz zugeteilt erhält. Anderes färbbares Material (hauptsächlich Ribonukleinsäuren, RNS, RNA) bildet im Kern das lichtoptisch kompakt erscheinende Kernkörperchen, *Nucleolus*, das im Arbeitskern Form- und Größenschwankungen unterliegt und während der Zellteilung verschwindet.

Der Zellkern wird im allgemeinen während der Interphase, d. h. zwischen zwei Zellteilungen, durch eine *Kernmembran* vom umgebenden Zelleib abgegrenzt. Zu Beginn der Zellteilung schwindet die Kernmembran und bildet sich nach der Mitose wieder. Oberflächlich wird der Zelleib durch eine Zellmembran, *Plasmalemm*, begrenzt, die bis zu einem gewissen Grad den Ein- und den Austritt von Stoffen regelt. Das Plasmalemm besteht aus zwei Proteinlagen, die eine Lipoidschicht zwischen sich fassen. Für die lebendige Masse der Zelle wird im allgemeinen der Terminus *Protoplasma* angewandt. Als *Zytoplasma* (nach dieser Definition ein Teil des Protoplasmas) bezeichnet man den Zellanteil, der außerhalb des Kerns gelegen ist. Mit Hilfe des Lichtmikroskops lassen sich im allgemeinen bestimmt geformte Zellbestandteile, die *Zellorganellen*, im Zytoplasma erkennen. So sind in Kernnähe oft kleine Körperchen sichtbar, die *Zentriole*, die bei der Zellteilung eine Rolle spielen. Über das ganze Zytoplasma verteilt oder bevorzugt in bestimmten Zellbezirken lokalisiert liegen zahllose kleine, im lichtoptischen Bild punktförmige, stäbchen- oder fadenförmige Gebilde, die *Mitochondrien*. Das Elektronenmikroskop läßt erkennen, daß die Mitochondrien eine charakteristische Struktur als längsovale, von einer Doppelmembran begrenzte Körperchen besitzen. Einfaltungen der Innenmembran bilden in Reihen angeordnete, unvollständige Querwände oder (seltener) schlauchförmige Strukturen (Vergrößerung der inneren Oberfläche). In den Mitochondrien läuft ein großer Teil jener chemischen Prozesse ab, welche die Energie für die Zelltätigkeit liefern. Die bei der Oxydation von Zuckern und Fettsäuren gewonnene Energie wird zum Aufbau des energiereichen Adenosintriphosphats (ATP), dem universellen Energieüberträger der Zelle, verwendet. Mit Spezialfärbungen läßt sich in sehr vielen Zellen ein kernnah gelegenes, netzartiges Gebilde, der (nach seinem Entdecker benannte) *Golgi-Apparat*, darstellen. Er besteht aus Gruppen kleiner, von Doppelmembranen umhüllter Säckchen, den Golgi-Feldern, *Dictyosomen*. In ihnen werden u. a. dort gebildete Kohlenhydrat-Komponenten an zugewanderte Proteine gekoppelt und in Transportvesikel eingeschlossen. Sie befördern das eingelagerte Sekret zum Plasmalemm, wo es aus der Zelle ausgeschleust wird.

Lange Zeit wurde angenommen, daß – von den oben erwähnten Zellstrukturen abgesehen – das Zytoplasma vornehmlich ein amorphes, gallertiges Kolloid darstelle und die organischen Substanzen in einem flüssigen, wäßrigen Medium gelöst seien. Elektronenmikroskopische Befunde haben jedoch erkennen lassen, daß das Zytoplasma im Gegenteil eine komplexe Organisation aufweist, indem Zytomembranen ein *endoplasmatisches Retikulum* aufbauen und Vesiculae und Vakuolen umschließen. Das Zytoplasma enthält zahlreiche, kleine, lichtmikroskopisch nicht sichtbare Körnchen, *Ribosomen*, in denen unter Beteiligung von Ribonukleinsäuren die Proteinsynthese abläuft. Die Ribosomen können frei in der Matrix liegen oder den Doppelmembranen angelagert sein, die dann als *granuliertes (rauhwandiges)* endoplasmatisches Retikulum, *Ergastoplasma*, bezeichnet werden. Es tritt besonders ausgeprägt in Drüsen- und Nervenzellen auf (Nissl-Substanz, s. S. 473). Auf dem *glattrwandigen*

endoplasmatischen Retikulum fehlen die Ribosomen. Seine Aufgaben sind noch wenig bekannt (Unterteilung des Zytoplasmas, Beteiligung beim intrazellulären Stofftransport, Schaffung intrazellulärer Oberflächen für enzymatische Reaktionen).

Die komplexe Ultrastruktur des Zytoplasmas läßt einen relativ statischen Aufbau der Zelle vermuten. Genau das Gegenteil ist jedoch der Fall, denn an den Zytomembransystemen finden beständig überaus komplizierte chemische Prozesse statt.

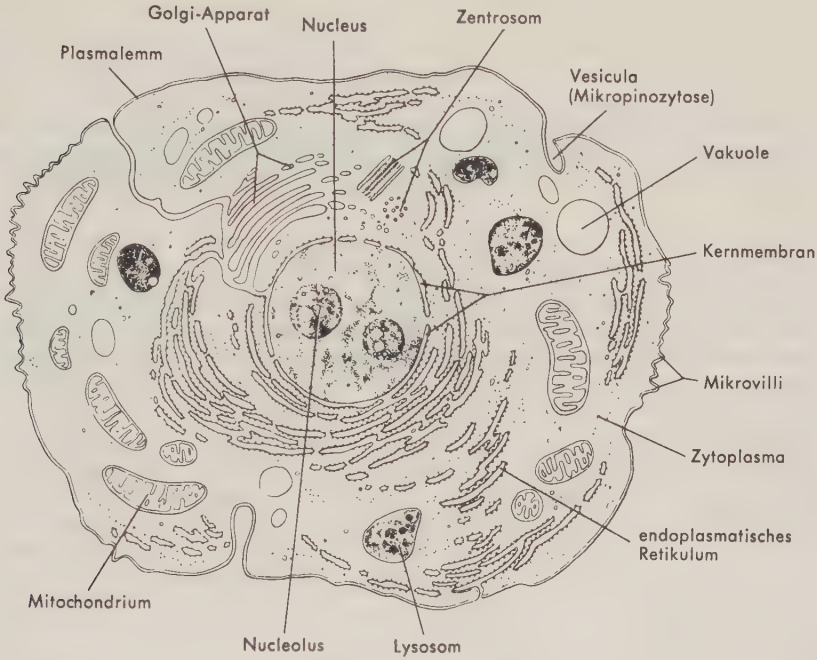


Abb. 62. Schematische Darstellung einer typischen tierischen Zelle. (Aus VILLEE, Biology)

Jede Zelle muß für ihre spezifische Aufgabe im Organismus (z. B. Sekretbildung, Erregungsleitung, Kontraktion) Energie freisetzen, zusätzlich finden fortwährend chemische Umsetzungen statt, die ihrer eigenen Erhaltung dienen. Die Zelle weist somit, wie der Körper, einen eigenen „Grundumsatz“ auf, der ihr die spezifischen Leistungen erst ermöglicht.

Zellmilieu · Interzellularflüssigkeit

Ein Organismus muß für seine Zellen in physikalischer und chemischer Hinsicht das von ihnen geforderte Milieu aufrechterhalten, dessen Grenzen für Wirbeltierzellen ziemlich starr festgelegt sind.

Obwohl der Organismus als ganzes in einem ziemlich weiten Bereich der Außentemperatur leben kann, sind die Temperaturen, denen die Zellen im Körperinnern ohne Schädigung unterworfen werden können und die ein Überleben gestatten, ziemlich eng begrenzt. Das Temperaturoptimum und die noch zulässigen Abweichungen variieren allerdings von Form zu Form beträchtlich (s. S. 161). Im allgemeinen haben primitive, wasserbewohnende Formen einen Temperaturbereich, der deutlich unter dem der terrestrisch lebenden Vertebraten liegt. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, können jedoch selbst Fische nicht bei Temperaturen im Körperinnern

leben, die wesentlich unter dem Gefrierpunkt des Wassers liegen. 30°C bilden etwa die Obergrenze bei Fischzellen, 45°C oder etwas mehr für höhere, terrestrische Wirbeltierklassen. Oberhalb dieses Temperaturbereichs tritt der „Hitzetod“ ein, da einige Eiweiße irreparabel denaturiert werden.

Eine Zelle kann nur leben ohne auszutrocknen, wenn sie von einem flüssigen Medium umgeben wird. Im Organismus wird ein solches Medium durch die *Interzellularflüssigkeit* gebildet, die den ganzen Körper durchtränkt. Sie besteht nicht nur aus Wasser, sondern muß eine beträchtliche Menge gelöster Substanzen enthalten. Sonst schwellen die von ihr umspülten Zellen unter der Wirkung des osmotischen Druckes an und platzen. Darüber hinaus können die Zellen der Wirbeltiere nur gedeihen, wenn die gelösten Stoffe – hauptsächlich anorganische Salze – in der Zusammensetzung vorhanden sind, wie sie im Wirbeltierkörper normalerweise gefunden werden. Die Interzellularflüssigkeit enthält beträchtliche Mengen an Natrium- und Chloridionen, in geringerer Zahl Kalium-, Calcium- und Magnesiumionen sowie eine geringe Menge anderer Elemente.

Die Gründe für diese Elektrolytkonzentration der Interzellularflüssigkeit, die von der Zusammensetzung der Intrazellularflüssigkeit abweicht, sind wenig bekannt. Es ist jedoch von Interesse, daß die *materialmäßige Zusammensetzung der Interzellularflüssigkeit mit zwei Ausnahmen – Fehlen von Sulfaten und geringerer Gehalt an Magnesium – der des Meerwassers ähnelt, wenngleich sie im allgemeinen stärker verdünnt ist.* Diese Übereinstimmung scheint nicht zufällig. Die Wirbeltierahnen lebten wohl im frühen paläozoischen Ozean, wobei dessen Wasser die einfachen Organismen durchdrang. Ihre Zellphysiologie entwickelte sich dann in und mit diesem Milieu als grundlegendem Merkmal. Als sie schließlich als komplex gestaltete Organismen ein eigenes, unabhängiges inneres Milieu ausbildeten, blieb diese salzhaltige Interzellularflüssigkeit gewissermaßen als Überrest des altertümlichen Meeres erhalten. Die Interzellularflüssigkeit steht in ziemlich freiem Austausch mit der ähnlich zusammengesetzten Flüssigkeit, die den Hauptanteil des Blutplasmas ausmacht. Deshalb wird durch die Blutzirkulation die gleiche Verteilung der extrazellulären Elektrolyte im gesamten Organismus herbeigeführt.

Die Interzellularflüssigkeit führt den Zellen, die in ihr „baden“, die Stoffe zu, die sie für ihre Erhaltung benötigen. Gleichzeitig nimmt sie ihre Abfallprodukte auf. Die Interzellularflüssigkeit muß in sehr innigem Kontakt zum Kreislaufsystem stehen, damit sie ständig Nährstoffe zuleiten und stetig Stoffwechselschlacken entfernen kann.

Der Aufbau der Zellmembran und ihre Funktion, biologisch notwendige Konzentrationsunterschiede zwischen der Inter- und der Intrazellularflüssigkeit aufrechtzuerhalten, lenkt unsere Aufmerksamkeit auf ein physikalisch-biologisches Grundphänomen, die *Osmose*. Sie spielt neben der *Diffusion* eine wesentliche Rolle für den Stoffaustausch der Zelle und beeinflusst die Ausprägung von Struktur und Funktion in vielen Teilen des Körpers.

Werden zwei Flüssigkeiten, z. B. wässrige Lösungen, durch eine biologische oder eine künstliche Membran voneinander geschieden, kann diese Trennwand so undurchlässig sein, daß kein oder höchstens ein geringer Stoffaustausch stattfindet. Sie kann jedoch auch so durchlässig sein, daß sich beide Flüssigkeiten frei durchmischen können. *Semipermeable Membranen* nehmen eine Zwischenstellung ein. Sie lassen zwar Wasser und andere kleine Moleküle oder Ionen durchtreten, verhindern jedoch den freien Austausch größerer Moleküle oder selbst größerer Ionen.

Zellmembranen unterschiedlicher Permeabilität, wie sie in späteren Kapiteln erwähnt werden, sind typische Bauelemente in den Organen der Wirbeltiere. Die Osmose beeinflusst somit in erheblichem Maße den Aufbau des Organismus. Ein ganz anders gearteter Prozeß ist der *aktive Transport* spezifischer Substrate durch die

Zellmembran, der in den Geweben der Wirbeltiere ebenfalls eine bedeutsame Rolle spielt.

Epithelgewebe

Die Zellen des Organismus sind keine isolierten Einzelwesen. Sie sind Bestandteile der Gewebe – geordneter Verbände von Zellen von im allgemeinen gleicher Abkunft und mit ähnlichen oder gleichartigen Aufgaben. In einigen Fällen – denken wir an manche Formen des Bindegewebes – kann die Anordnung der Zellen verhältnismäßig diffus und ungeformt sein. Für die Zellen des strömenden Blutes fällt es sogar schwer, die Vorstellung aufrechtzuerhalten, daß es ein typisches Gewebe darstellt. Dennoch haben sich der „Gewebsbegriff“ und die Gliederung dieser Baumaterialien des Organismus in: (1) Epithelgewebe, (2) Binde- und Stützgewebe, (3) Muskelgewebe und (4) Nervengewebe grundsätzlich bewährt.

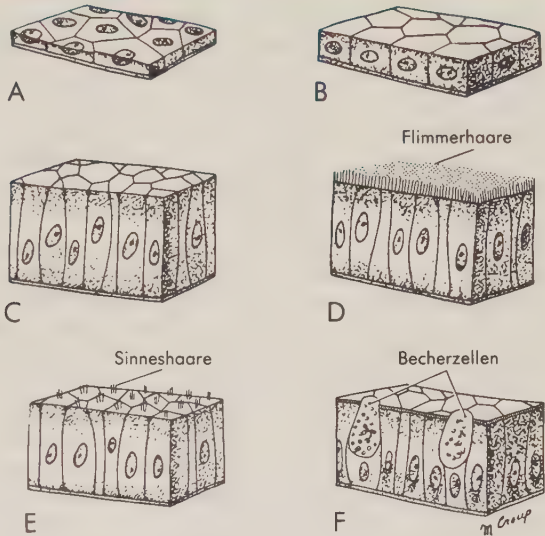


Abb. 63. Verschiedene Formen des Epithelgewebes. A einschichtiges Plattenepithel; B einschichtiges kubisches Epithel; C einschichtiges prismatisches Epithel; D einschichtiges prismatisches Flimmerepithel; E Sinnesepithel (Riechzellen der Regio olfactoria); F Drüsenepithel mit schleimsezernierenden Becherzellen. (Aus VILLEE, Biology)

Als *Epithelgewebe* (Abb. 63) bezeichnen wir Zellverbände, die aus regelmäßig und kompakt (d.h. ohne nennenswerte Mengen von Interzellularsubstanz) ein- oder mehrschichtig angeordneten Zellen bestehen und äußere oder innere Oberflächen des Körpers begrenzen. Form und Schichtenzahl der Epithelzellen werden durch die Funktion bedingt. In der (frühen) Embryonalzeit sind die meisten Epithelien einfach und übersichtlich gestaltet. In der späteren Ontogenese kann in manchen Organen der ursprünglich epitheliale Charakter des Gewebes weitgehend verändert werden, so daß – wie beim Lebergewebe – die Epithelstruktur weniger deutlich hervortritt oder – wie beim Zentralnervensystem – lichtoptisch völlig verlorengeht.

Die Differenzierung der Epithelien während der Ontogenese entspricht im großen und ganzen ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung. Die frühesten und einfachsten vielzelligen Organismen besaßen wahrscheinlich nur ein einschichtiges Epithel, das die Oberfläche bedeckte und notwendigerweise eine Vielfalt von Aufgaben übernahm, z. B. Oberflächenschutz, Registrierung von Reizen, Aufnahme von Nährstoffen aus der und Abgabe von Abfallprodukten an die Umgebung. Später konnte – in Verbindung mit der Ausbildung von Hohlräumen im Körperinnern und der Entwicklung innerer Organe – eine Spezialisierung der Epithelien eintreten und trat auch ein.

Dennoch ist in einem großen Teil des Darmrohres und auch in anderen inneren Organen das Epithel, vor mechanischen Insulten geschützt, einschichtig geblieben. Vielerorts haben die Epithelzellen in besonderem Maße die Fähigkeit zur Resorption oder zur Sekretion entwickelt. Derartige Epithelien bezeichnet man ganz allgemein auch als *Schleimhautepithelschicht*, da viele oder alle Zellen Schleim absondern können (s. S. 116). Die Epitheloberfläche ist daher feucht und wird von einem dünnen Flüssigkeitsfilm bedeckt.

Die Epithelien werden herkömmlicherweise nach der Form ihrer Zellen und der Zahl ihrer Schichten klassifiziert. Die Zellen des *Plattenepithels* sind abgeflacht und erscheinen im Schnitt als mehr oder minder dünne Linie. *Kubische Epithelzellen* sind von annähernd gleicher Höhe und Breite, zeigen also im Schnitt einen annähernd quadratischen Umriß. *Prismatische Zellen* (Zylinderepithelien) sind deutlich höher als breit.

Embryonal bestehen die Epithelien zunächst häufig nur aus einer einzigen Zellige. Diese Anordnung kann – an bestimmten Oberflächen – auch im Adultstadium beibehalten werden, und wir sprechen dann von einem *einschichtigen Epithel*. Es findet sich an Orten geringer mechanischer Beanspruchung und an Resorptions- oder Filtrationsflächen. Embryonale Zellen sind meist rundlich. Wenn sie eng gepackt liegen, nehmen sie im einschichtigen Epithel gewöhnlich eine kubische Form an. Dieser Zelltyp ist auch im erwachsenen Organismus nachweisbar. Einschichtiges Plattenepithel kleidet die Blutgefäße und andere Oberflächen aus, an denen Stofftransport durch Osmose oder Gasaustausch stattfindet. Andere wichtige Aufgaben, wie Sekretion oder Resorption, werden im allgemeinen durch einschichtiges prismatisches Epithel wahrgenommen.

Zwei oder mehr epitheliale Zellagen bilden ein *zwei- oder mehrschichtiges Epithel*, dessen Klassifizierung nach der Zellform der obersten Lage erfolgt. Man unterscheidet mehrschichtiges Plattenepithel, mehrschichtiges prismatisches Epithel und (sehr selten) mehrschichtiges kubisches Epithel. In den tieferen Schichten des mehrschichtigen Plattenepithels sind die Zellen kubisch bzw. prismatisch, im mehrschichtigen prismatischen Epithel die basalen Zellen oft etwas niedriger.

Beim *mehrreihigen Epithel* ist nur eine Zellschicht vorhanden. Alle Zellen sitzen einer gemeinsamen Basis auf, reichen aber nicht alle bis an die Oberfläche. Da die verschieden großen Kerne der unterschiedlich hohen Epithelzellen in verschiedenen Ebenen liegen, entsteht der Eindruck einer Schichtung.

Das sogenannte *Übergangsepithel* kleidet die ableitenden Harnwege der Amnieten aus, wobei es sich den wechselnden Füllungszuständen anpaßt. Ist z. B. die Harnblase leer oder nur wenig gefüllt, so erscheint das Übergangsepithel vielschichtig. Mit zunehmender Füllung und entsprechender Vergrößerung der Epithelfläche nimmt die Schichtenzahl ab, und die Epithelzellen flachen sich ab. Der oberflächlichen Deckzellschicht ist am apikalen Plasmalemm eine Crusta (Glykoproteidschicht) aufgelagert, die vor den Einwirkungen des Harns schützt. (Eine Verformung der Epithelzellen in Abhängigkeit von der wechselnden Ausdehnung der Fläche, die sie bedecken, findet man z. B. auch bei dem einschichtigen Plattenepithel, das die Blutgefäße auskleidet.)

Bei der Aufsicht auf die Epitheloberfläche oder bei oberflächenparallelen Flachschnitten erscheinen die Zellgrenzen manchmal unregelmäßig. Typisch ist eine polygonale Begrenzung, häufig mit einer sechseckigen Konturlinie. Die Anordnung stellt den besten Kompromiß zwischen der idealen Kugelform der Zellen und der notwendigen dichten Lagerung dar. Aneinandergrenzende Epithelzellen sind eng benachbart, werden aber durch schmale Interzellularspalten getrennt. Diese sind mit Interzellularflüssigkeit gefüllt, gelegentlich enthalten sie eine aus Glykoproteinen bestehende „Kittsubstanz“. Zwischen benachbarten Epithelzellen können verschiedenartig gestaltete Zellkontakte ausgebildet sein. Da in der Regel auch mehrschichtiges Epithel

keine Blutgefäße führt, muß der Stofftransport von und zu den basal des Epithels gelegenen Gefäßen durch die Interzellularflüssigkeit in den engen Interzellularspalten erfolgen. In den meisten Fällen grenzen die Epithelien an ihrer Unterfläche an Bindegewebe. Hier ist typischerweise eine *Basalmembran* ausgebildet, die aus einer elektronenmikroskopisch nachweisbaren Basallamina (vorwiegend Glykoproteine) und aus einem Gitterfaserfilz des Bindegewebes besteht.

Bei mehrschichtigen Epithelien, bei denen (wie in der Epidermis) die oberflächlichen Zellen beständig zugrunde gehen und abgestoßen werden, erfolgt der Ersatz dieser Zellen durch Zellteilungen (Mitosen) in der basalen Schicht des Epithels, dem *Stratum germinativum* (Abb. 89, S. 150). Da die Hauptaufgaben eines Epithels im allgemeinen im Zusammenhang mit seiner äußeren, freien Oberfläche stehen, erscheint es verständlich, daß in vielen mehrschichtigen Epithelien die Zellen um so stärker spezialisiert sind, je näher sie an der Oberfläche liegen. Ferner sind in Epithelien gleich welchen Typs die einzelnen Zellen mehr oder weniger polarisiert, tiefer und oberflächlicher Zellanteil unterscheiden sich in ihrem Feinbau.

Die freie Oberfläche eines Epithels zeigt oft bemerkenswerte Differenzierungen. So können die Zellen an ihrer Oberfläche eine *Cuticula* als mehr oder weniger homogenes, die Zelle bedeckendes und vom Zytoplasma gut abgrenzbares Substrat abscheiden. Häufiger ist jedoch die Zelloberfläche selbst modifiziert. Zu den besonders spezialisierten Oberflächenstrukturen gehören die Flimmerhaare, *Kinozilien*, die bei einer Vielzahl embryonaler und adulter prismatischer Epithelien sowohl der Wirbeltiere als auch der Wirbellosen gefunden werden und bei systematisch auch noch so entfernt stehenden Formen eine bemerkenswert einheitliche Feinstruktur aufweisen. Kinozilien sind schlanke, bewegliche, haarähnliche Organellen. Sie bestehen aus 9 Doppeltubuli und 1 zentralen Tubuluspaar, insgesamt 11 Filamenten, die in einem Basalkörperchen, Kinetosom, verankert sind. Die Flimmerhaare schlagen in eine Richtung. Die Zilienbewegung erfolgt (unabhängig vom Nervensystem) wellenförmig über den mit Zilien besetzten Epithelverband hinweg, so daß Schleim und darin niedergeschlagene Partikel in einem konstanten Flüssigkeitsstrom in die gleiche Richtung transportiert werden. In einigen Fällen können jedoch alle Zilien eines Epithelareals gleichzeitig schlagen.

Der Terminus „Epithel“ darf im weiteren Sinne auf alle Gewebe angewandt werden, die der obigen Definition entsprechen, unabhängig davon, wo sie im Körper auftreten. Viele Autoren möchten den Ausdruck Epithel jedoch auf solche Gewebe beschränken, welche die Oberfläche des Körpers und des Darmrohres sowie seiner Derivate auskleiden oder Hohlräume begrenzen, die eindeutig von diesen inneren oder äußeren Oberflächen aus entstanden sind. Die theoretische Begründung für diese Einschränkung ergibt sich aus der Tatsache, daß (wie wir im nächsten Kapitel sehen werden) derartige Epithelien während der Individualentwicklung aus oberflächenbedeckenden Zellverbänden des frühen Embryos entstanden sind. Gebraucht man den Begriff „Epithel“ in diesem engeren Sinn, so muß man für die Auskleidung der Hohlräume, die sich sekundär im Körperinnern gebildet haben, andere Bezeichnungen verwenden. Der Terminus „*Endothel*“ wird allgemein für die epitheliale Wandstruktur der Gefäße gebraucht. Manchmal wird dieser Begriff auch für die Epithelauskleidung der Körperhöhlen angewandt. Vorzuziehen wäre hier allerdings die Bezeichnung „*Mesothel*“.

Sekretion · Drüsen

Sekretorische Tätigkeit – Bildung und Abgabe flüssiger Sekretstoffe – ist ein Charakteristikum verschiedenartiger Zellen. Zellen, bei denen Sekretion zur Hauptaufgabe geworden ist, bezeichnet man als *Drüsenzellen*. Sie sind häufig – zusammen mit

anderen Gewebsanteilen – zu kleineren Organen, *Drüsen* (Abb. 64), zusammengefügt.

Die überwiegende Mehrzahl aller sekretorisch tätigen Zellen sind *Drüsenepithelien*, obwohl auch Nervenzellen ein Sekret, *Neurosekret*, bilden können. Drüsenzellen lassen sich am histologischen Präparat häufig aus der Anwesenheit von Sekretgranula oder von Sekretvakuolen im Zellplasma erkennen. Die Einteilung der Drüsen und Drüsenzellen kann aufgrund ihres Sekretionsmodus erfolgen. Vielfach führt eine fortgesetzte sekretorische Tätigkeit nicht zu einer äußerlich nachweisbaren Beeinträchtigung der Zelle, *merokrine Sekretion*. Bei der Abgabe eines dicken oder viskösen

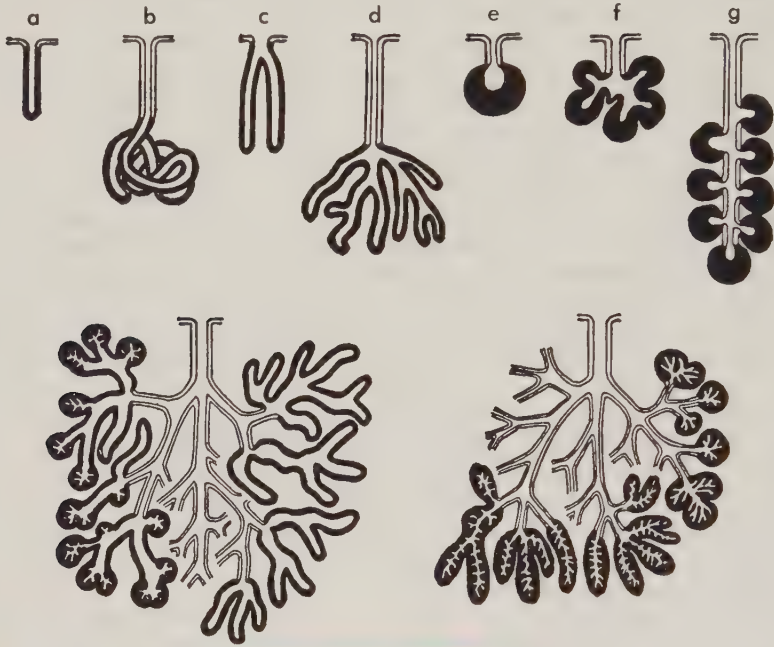


Abb. 64. Schemata verschiedener exokriner Drüsentyphen. a–g (obere Reihe): Einfache Drüsen; a tubuläre Drüse; b aufgeknäuelte tubuläre Drüse; c, d verzweigte tubuläre Drüse; e alveoläre Drüse; f, g verzweigte alveoläre Drüse. Untere Reihe: Beispiele für zusammengesetzte Drüsen. In allen Abbildungen sind die Ausführungsgänge durch doppelte Linien konturiert, die sekretorischen Drüsenanteile schwarz gezeichnet. (Aus MAXIMOV und BLOOM, Histology)

Sekrettöpfens wird die Zelle gewöhnlich „beschädigt“. Beim *apokrinen* Sekretionstyp wird bei der Sekretfreisetzung der das Sekret enthaltende apikale Zellteil abgestoßen, ohne daß ein bleibender Schaden eintritt. Nachdem der Substanzverlust ersetzt ist, kann die Zelle erneut Sekret bilden und abgeben. In einigen Fällen (z. B. bei den Talgdrüsen in der Haut der Säugetiere) geht jedoch die ganze Zelle zugrunde und wird in Sekret umgewandelt, *holokrine* Sekretion.

Vielfach liegen einzelne Drüsenzellen oder Zellengruppen verstreut in der eine Oberfläche begrenzenden Epithelschicht, die auch andere Aufgaben erfüllt. *Schleim*, ein dickes, fadenziehendes, schlüpfrig machendes Sekret, das die jeweilige Oberfläche mit einem Flüssigkeitsfilm überzieht und schützt, kann von abgegrenzten Drüsen gebildet werden. Häufig jedoch wird Schleim von einzelnen Zellen abgesondert, die über die ganze Epithelfläche verteilt sind. Dies ist z. B. in der Haut verschiedener Fische der Fall. Die Sekretvorstufen sammeln sich vor Abgabe des Sekretes in Form

großer Tropfen in der Zelle an, bilden den Schleimpfropf, der die Zelle ausweitet und ihr jene becherförmige Gestalt verleiht, der sie den Namen *Becherzelle* verdankt.

Obwohl Drüsenzellen oder Drüsengewebe einfach Teil der Epithelfläche sein können (endoeitheliale Drüsen), finden wir Drüsengewebe häufig – besonders ausgeprägt bei höheren Wirbeltieren – in Form abgegrenzter, vielzelliger Drüsen mehr oder weniger weit von der Oberfläche entfernt. Im Laufe der Embryonalentwicklung sind von der oberflächenbildenden Epithelschicht Epithelsprossen ausgewachsen, haben sich ggf. verzweigt und wurden kanalisiert. In den meisten Fällen geben diese Drüsen ihr Sekret über Ausführungsgänge ab, die zur Körperoberfläche führen oder in Hohlorganen des Körpers (z. B. Darmrohr, Harn- oder Genitalwege) münden. Sie werden deshalb als *exokrine Drüsen* bezeichnet. Die Verlagerung von der Oberfläche in die Tiefe bringt verschiedene Vorteile mit sich. Die sekretorischen Areale können durch Einfaltung oder Taschenbildung des Drüsenepithels vergrößert werden. Die Drüsenzellen sind vor den wechselnden Einflüssen geschützt, die sich auf die allgemeine Epitheloberfläche auswirken können. Die Ausbildung enger Ausführungsgänge, deren Zellen in der Regel nicht sezernieren, ermöglicht eine bessere Regulation der Sekretabgabe. Außerdem können beträchtliche Sekretmengen vorrätig gehalten werden.

Exokrine Drüsen können recht vielgestaltig sein. Einige typische Beispiele sind in Abb. 64 schematisch dargestellt. Die sezernierenden Drüsenabschnitte (Endstücke) können schlauch- oder beerenförmig gestaltet sein – *Tubuli* oder *Alveoli* –, einfach oder unterteilt sein. Auch Zwischenformen können auftreten (tubuloalveoläre Drüsen usw.). In großen Drüsen kann der Ausführungsgang verzweigt sein. Wir sprechen dann von einer *zusammengesetzten Drüse*, die häufig in Lappen und Läppchen gegliedert ist. Die Form der Drüsen ist oft recht unregelmäßig, denn entscheidend ist die Anpassung an den vorhandenen Raum und nicht die Gestalt. Größere Drüsen sind gewöhnlich in eine Bindegewebskapsel eingeschlossen und werden reich mit Gefäßen und Nerven versorgt.

Im Gegensatz zu dieser „Normalausführung“ der Drüsen mit exokriner Sekretion finden wir vielfach Drüsen, die ihr Sekret nicht an eine Oberfläche, sondern unmittelbar in den Blutstrom abgeben. Sie werden als *endokrine Drüsen* bezeichnet (s. Kap. 17). In einigen Fällen können wir in der Ontogenese ihre Entstehung von einer epithelialen Oberfläche aus nachweisen. Es darf deshalb angenommen werden, daß sie bei ancestralen Formen als exokrine Drüsen ausgebildet waren (für die Schilddrüse, z. B., scheint dies gewiß, s. S. 535). Bei anderen endokrinen Drüsen ergibt sich jedoch kein Anhalt für eine solche Ableitung, so daß der phylogenetische Ursprung vieler inkretorischer Drüsen derzeit noch im dunkeln liegt. In einigen Fällen ist die „Drüse“ mit Sicherheit neuraler Genese. Da die Wirkstoffe endokriner Drüsen, die *Hormone*, über den Blutstrom geleitet werden und irgendwo im Körper wirken, bestehen zwischen der Lage der endokrinen Organe und ihren Wirkungsorten keine direkten anatomischen Beziehungen. Endokrine Drüsen können (wie später beschrieben) an den verschiedensten Stellen des Körpers ausgebildet sein.

Binde- und Stützgewebe

Die verschiedenen Formen der Binde- und Stützgewebe (s. Abb. 102–105, S. 163 f.), die man auf den ersten Blick nicht alle dem gleichen Formenkreis zurechnen möchte, gehen auf eine gemeinsame Quelle zurück, auf das *embryonale Bindegewebe*, das *Mesenchym*. Seine Zellen bilden ein dreidimensionales Gitterwerk, dessen Maschen von Interzellularflüssigkeit erfüllt sind. Beim Erwachsenen wird das Mesenchym durch das *retikuläre Bindegewebe* ersetzt, das dem Mesenchym strukturell sehr ähnlich ist, zusätzlich aber verzweigte, zugelastische, den Zellen anliegende Retikulin-

fasern aufweist. Strukturcharakter und funktionelle Eigenschaften der übrigen Formen der Binde- und Stützgewebe werden sowohl durch die verschiedene Differenzierung der Zellen als auch – und vor allem – durch die unterschiedliche Menge und die verschiedenartige Anordnung der Interzellulärsubstanzen bestimmt. Ihr „ungeformter Anteil“ (*Grundsubstanz, Matrix*) besteht aus Gelen unterschiedlicher Konsistenz (amorphe Grundsubstanz des lockeren Bindegewebes, plastisch-elastische Knorpelgrundsubstanz, feste, durch Einlagerung anorganischer Salze gehärtete Knochensubstanz). Das Blutplasma kann als flüssige Interzellulärsubstanz des Gewebes Blut angesprochen werden. Die geformten Interzellulärsubstanzen sind: (1) zugfeste *kollagene Fasern* (= Bündel unverzweigter, dünner Fibrillen, die in unterschiedlicher Zahl durch eine Kittsubstanz zu Fasern zusammengeschlossen werden); (2) *elastische Fasern* von verschiedener Querschnittsform und wechselndem Durchmesser, die sich verzweigen und Netze bilden; (3) die bereits erwähnten *Retikulinfasern* (argyrophile Fasern oder *Gitterfasern*).

Muskelgewebe

Aufgrund der histologischen Struktur können wir drei Formen des Muskelgewebes – glatte Muskulatur, quergestreifte Muskulatur und Herzmuskulatur – unterscheiden. Hinzu kommen als Sonderform die epithelialen Muskelzellen (*Myoepithel*) der Schweiß- und Duftdrüsen, der Milchdrüse und der Tränendrüse.

Die *glatte Muskulatur* besteht aus meist zu Bündeln geordneten Muskelzellen, deren Kern zentral gelegen ist. Baueinheiten der *quergestreiften Muskulatur* (Skelettmuskelgewebe) sind die zu Bündeln verschiedener Größenordnung vereinigten Muskelfasern, deren zahlreiche Kerne peripher unter dem die Faser umhüllenden Bindegewebs Schlauch, dem Sarkolemm, liegen. Die ebenfalls quergestreiften *Herzmuskelfasern* sind zu einem dreidimensionalen Netzwerk vereinigt. Die in der Herzmuskulatur aller Wirbeltiere nachgewiesenen Glanzstreifen begrenzen Faserabschnitte, denen der Charakter von Zellen zukommt und die 1 bis 2 zentral gelegene Kerne aufweisen. Als kontraktile Elemente sind in den Muskelzellen und Muskelfasern längs verlaufende *Myofibrillen* vorhanden, die allerdings bei den drei Formen des Muskelgewebes eine etwas abweichende Struktur aufweisen. Bei der quergestreiften Muskulatur und der Herzmuskulatur bedingt die periodische Folge dunkler (anisotroper) und heller (isotroper) Segmente der Myofibrillen das Querstreifungsphänomen. Stets sind bindegewebige Strukturen mit den Baueinheiten des Muskelgewebes verknüpft, welche die durch die Kontraktion hervorgerufene Zugspannung übertragen.

Der histologischen Differenzierung der Muskulatur entsprechen funktionelle Unterschiede, doch stimmt sie nicht mit der genetischen Gliederung überein. Die quergestreifte Muskulatur der Leibeswand und der Extremitäten ist somatische Muskulatur. Die Leibeswandmuskulatur entsteht aus den Somiten. Die Extremitätenmuskulatur muß aufgrund der Innervation als Derivat der ventralen Rumpfmuskulatur, also ebenfalls als somatische Muskulatur, angesehen werden, wenngleich zumindest bei Amphibien und Amnioten die Muskulatur der freien Extremität an Ort und Stelle unmittelbar aus dem Mesenchym hervorgeht. Die von der Splanchnopleura, also aus nichtsegmentiertem Mesoderm, stammende viscerale Muskulatur ist im Kopf- und Kiemenbereich quergestreift, als eigentliche Darmmuskulatur glatte Muskulatur. Die glatte Muskulatur des Gefäßsystems und des Urogenitalapparates geht aus dem Mesenchym hervor. Die Muskulatur der Iris ist ektodermaler Genese und ist im allgemeinen glattes Muskelgewebe. Sie kann aber bei Reptilien und Vögeln auch aus quergestreiften Muskelfasern gebildet werden. Für die histologische Differenzierung der Muskulatur ist also nicht die Herkunft, sondern ausschließlich die Funktion maßgebend.

Nervengewebe

Die Fähigkeit der lebendigen Substanz zur Reizperzeption, Erregbarkeit, Erregungsleitung und Verarbeitung kommt in ganz spezieller Weise dem Nervensystem zu. Das morphologische Substrat des Nervensystems ist das Nervengewebe, das aus den *Nervenzellen* und deren Fortsätzen, den *Nervenfasern*, besteht (s. S.473). Das Nervengewebe besitzt ein eigenes Stützgewebe, die *Neuroglia*, der außer der Stützfunktion noch eine wesentliche Bedeutung für die Ernährung der Nervenzellen, möglicherweise auch eine Beteiligung an der nervösen Tätigkeit zukommt. Die Zellen der Neuroglia stammen (vielleicht mit Ausnahme der Hortega-Zellen) aus dem Neuroepithel der Neuralplatte, aus dem auch die Neuroblasten hervorgehen, die Stammform der verschiedenen Nervenzellen.

5 Frühentwicklung der Wirbeltiere

Während wir in den späteren Kapiteln auf die Entwicklung der Organe und ihre gewebliche Differenzierung eingehen werden, wollen wir hier die Entwicklung der Wirbeltiere von der Eizelle bis zur Bildung der Organanlagen verfolgen, bis zu jenem Zeitpunkt also, zu dem wir den Bauplan des Organismus erkennen können. Unsere vereinfachte Darstellung wird sich auf die Grundzüge des Entwicklungsgeschehens beschränken und manche für den Embryologen interessanten Einzelheiten auslassen.

Eitypen

Die Eizelle ist bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen von recht unterschiedlicher Größe. Diese Größendifferenz steht – sehen wir von den Teleosteen ab – in enger Beziehung zur vorhandenen Dottermenge. Dottergehalt und Dotterverteilung bedingen wiederum wesentliche Unterschiede im Entwicklungsablauf. Infolgedessen können und müssen wir verschiedene Eitypen unterscheiden und den jeweiligen Entwicklungsmodus dieser Typen, der sich aus der verschiedenartigen Organisation der Eizellen ergibt, neben- und nacheinander betrachten.

Bei manchen Formen – so bei *Branchiostoma* und den Säugetieren – ist die in der Eizelle vorhandene Dottermenge gering. Man bezeichnet diese Eier als *mikrolecithal*.

Bei einem zweiten Typus, dem *mesolecithalen* Ei, ist die Eizelle etwas größer und mäßig dotterreich. Der Dotter ist vorwiegend in der unteren Hemisphäre (am vegetativen Pol) angehäufter. Eier dieses Types finden wir bei vielen Amphibien (so bei Fröschen, Kröten und Salamandern), abgesehen von den Teleosteen bei den Knochenfischen im weiteren Sinne und bei den Neunaugen. Dieser Typus ist bei niederen aquatilen Formen so weit verbreitet, daß wir mit einigem Recht annehmen dürfen, daß das *mesolecithale* Ei für die ancestralen Wirbeltiere charakteristisch war.

Bei den Selachiern einerseits und bei Reptilien und Vögeln andererseits finden wir große Eier, bei denen der Dotter den größten Teil des Zellinhaltes ausmacht: *makrolecithale* Eier. Das Dottermaterial liegt am vegetativen Pol der Eizelle, die relativ geringe Zytoplasmamenge ist am animalen Pol konzentriert. Die Eier der modernen Knochenfische, der Teleosteen, sind klein, aber ebenfalls dotterreich. Sie entwickeln sich bis zu einem gewissen Grade ähnlich wie die Eizellen der Haie oder der Vögel.

Eine Unterscheidung von Eitypen ist auch aufgrund der Verteilung des Dotters in der Eizelle möglich. Er kann (wie bei den meisten mikrolecithalen Eiern) annähernd gleichmäßig verteilt sein: *oligolecithale* (oder – sprachlich logischer – *isolecithale*) Dotterverteilung. Bei den meisten großen Eizellen ist der Dotter am unteren Pol konzentriert: *telolecithale* Anordnung. Dabei ist die polare Differenzierung der Eizelle, die Anhäufung des Dotters am vegetativen Pol, bei Selachiern, Teleosteen,

Reptilien und Vögeln wesentlich stärker ausgeprägt als bei den meisten Amphibien, den Chondrostei, Dipnoi und Cyclostomen.

Den unterschiedlichen Ablauf der Frühentwicklung der Wirbeltiere wollen wir an Eizellen der oben erwähnten drei verschiedenen Eitypen darlegen. Als Beispiel für den Typus eines dotterarmen (mikrolecithalen) Eies mit einer ziemlich gleichmäßigen Dotterverteilung (isolecithal) wählen wir die Eizelle von *Branchiostoma*, also keines echten Vertebraten, sondern eines niederen Chordaten. Der mesolecithale Typus soll durch das Ei eines Frosches oder eines Molches repräsentiert werden. Die Entwicklung eines extrem dotterreichen (makrolecithalen) Eies mit einer ausgeprägten polaren Differenzierung (telolecithales Ei) läßt sich am Ei der Selachier oder der Vögel erläutern. Schließlich müssen wir noch auf die Besonderheiten in der Frühentwicklung des Säugereies eingehen. Die Eizelle der placentalen Säugetiere ist klein und nahezu dotterfrei. Die Mammalia stammen jedoch von den Reptilien ab, die große, dotterreiche Eier besitzen. Ihr Entwicklungsablauf zeigt deshalb manche „Reminiszenzen“ an den Entwicklungsmodus solcher Formen. Von jedem der genannten drei Typen wollen wir drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien besprechen: (1) Furchung und Bildung der Blastula bzw. Blastocyste, (2) Gastrulation und Keimblattbildung und (3) Entwicklung des Neuralrohres und der mesodermalen Strukturen.

Furchung und Bildung der Blastula bzw. Blastocyste

Mikrolecithale Eier

Branchiostoma (= *Amphioxus*)

Die scheinbar träge und lichtoptisch strukturarme Eizelle der Vertebraten oder von *Branchiostoma* enthält bereits alle Potenzen, die für die Entwicklung zur adulten Form erforderlich sind. Es ist lediglich ein bestimmter Anreiz notwendig – normalerweise wirkt der Spermieeintritt als Auslöser –, um das Entwicklungsgeschehen in Gang zu setzen. Die Dotterverteilung läßt uns bereits vor der Befruchtung die Organisation des Eies erkennen. Selbst bei sehr dotterarmen Formen ist der Dotter in der unteren „Hemisphäre“ etwas stärker angereichert. Das Ei erhält dadurch einen radiärsymmetrischen Bau mit einem *animalen* Pol oben in dem verhältnismäßig klaren Zytoplasma und einem *vegetativen* Pol unten in der Dotterregion. Bei vielen Evertebraten wird die Achse, die diese beiden Pole verbindet, zur Längsachse des Körpers, der vegetative Pol zum hinteren Körperende. Bei den Chordaten ist dies nicht der Fall. Im Zusammenhang mit der komplizierten Entwicklung liegt bei *Branchiostoma* die Längsachse des adulten Körpers etwa um 45° gegen die Eiachse geneigt, so daß (grob ausgedrückt) der animale Pol etwas ventral des prospektiven vorderen Körperendes der adulten Form zu liegen kommt und der vegetative Pol nach aufwärts auf die Rückseite des Tieres verschoben ist.

Nach dem Eindringen des Spermiums beginnt der *Furchungsprozeß*, als dessen Endergebnis die *Blastula* entsteht. Bei *Branchiostoma* (Abb. 65) liegt die erste Furchungsebene meridional, geht also durch die beiden Pole (wie wenn wir einen Apfel in zwei Hälften schneiden), so daß zwei Zellen gebildet werden, aus denen normalerweise die rechte und die linke Körperhälfte hervorgehen. (Bei *Branchiostoma* und wahrscheinlich ganz allgemein bei den Vertebraten ist die Medianebene des künftigen Organismus bereits bei der unbefruchteten Eizelle festgelegt.) Auch die zweite Furchungsebene verläuft meridional. (Der Apfel ist jetzt gewissermaßen in Viertel zerlegt.) Die dritte Furche schneidet – im rechten Winkel zu den beiden vorhergehenden – annähernd am Äquator der Eizelle (etwas gegen den animalen Pol verschoben) ein, so daß ein Acht-Zellstadium entsteht. Jede Furchungszelle steht auch

weiterhin mit ihren Nachbarzellen in enger Verbindung, sie ist aber dennoch bestrebt, eine möglichst kugelige Form anzunehmen. Infolgedessen beginnt sich von diesem Zeitpunkt an ein zentraler Hohlraum innerhalb des bald vielzelligen, kugeligen Keimes zu entwickeln, eine Höhle, die mit der fortschreitenden Furchung allmählich größer wird und die wir als *Furchungshöhle* oder *Blastocoel* bezeichnen.

Mit der dritten Zellteilung tritt ein charakteristischer Größenunterschied der Furchungszellen hervor. In einer Zelle liegt die Teilungsebene nicht in der Mitte ihrer Gesamtmasse, sondern im Zentrum ihres Bildungsplasmas, ohne Rücksicht auf so verhältnismäßig träge Materialien wie den Dotter. Wir haben bereits hervorgehoben, daß selbst bei *Branchiostoma* in der unteren Hemisphäre der Eizelle ein klein wenig mehr Dotter vorhanden ist als oberhalb des Äquators. Infolgedessen verläuft, wie erwähnt, die äquatoriale Furche nicht ganz genau durch den Äquator, sondern etwas oberhalb davon. Die vier unteren Zellen (Makromeren) sind deshalb etwas größer und dotterreicher als die vier oberen (Mikromeren).

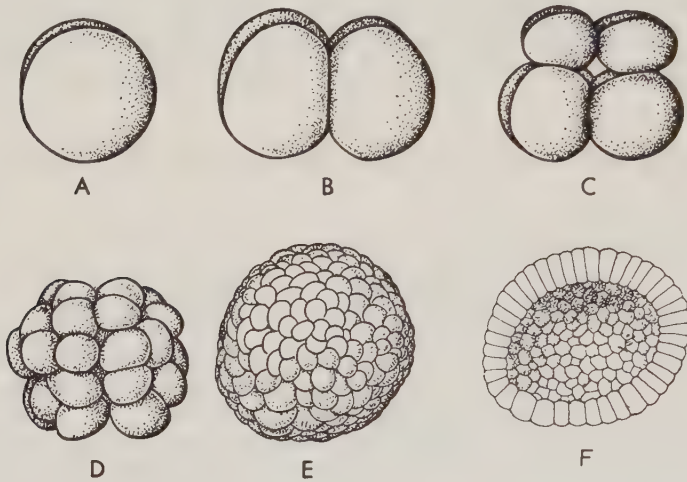


Abb. 65. Furchung und Blastulabildung bei *Branchiostoma* = mikrolecithales Ei (vgl. Abb. 66–68). A Erster Furchungsschritt; der animale Pol des ungefurchten Eies liegt in der Abb. oben; B die zweite Furchung führt zum Vier-Zellstadium; C dritte Furchung: Acht-Zellstadium; die Zellen der animalen Hemisphäre sind etwas kleiner; D Zustand nach zwei weiteren Teilungsschritten; E Blastula; F Schnitt durch eine Blastula; die Furchungshöhle (Blastocoel) wird von einer einschichtigen Zellage umschlossen; die Zellen am vegetativen Pol sind deutlich größer (Makromeren). (Nach CERFONTAINE, CONKLIN)

Jede der genannten acht Furchungszellen teilt sich in zwei Zellen, so daß ein Sechzehn-Zellstadium erreicht wird. Diese sechzehn Zellen teilen sich wiederum jeweils in zwei Tochterzellen, und so entstehen 32 Zellen. Von nun an vollzieht sich die Furchung in grundsätzlich gleichartiger Weise, aber weniger regelmäßig. Durch die geometrische Progression führen wenige weitere Furchungsteilungen zur Bildung einer Blastula. Dieses Endprodukt der Furchung stellt bei *Branchiostoma* eine aus 256 Zellen gebildete Hohlkugel dar, deren Zellen als einschichtige Epithellage um einen zentralen Hohlraum, das Blastocoel, angeordnet sind. Die Zellen der Blastula sind nicht allzu verschieden voneinander, aber doch ungleich groß. Bei genauer Betrachtung zeigt sich, daß nach dem animalen Pol zu kleinere Zellen (Mikromeren), nach dem vegetativen Pol zu größere und etwas dotterreichere Zellen (Makromeren) liegen.

Mesolecithale Eier Anuren und Urodelen

Bei mesolecithalen Eiern (z. B. beim Frosch oder Salamander, Abb. 66) erfolgt der Furchungsablauf in ähnlicher Weise wie bei oligolecithalen Eiern (etwa bei *Branchiostoma*). Er wird lediglich durch eine beträchtliche Dotteranhäufung in der vegetativen Hemisphäre etwas modifiziert. Wie bei *Branchiostoma* verlaufen die beiden ersten Furchen meridional und beginnen am animalen Pol einzuschneiden. Früher hatte man angenommen, daß durch die trägen Dottermassen die Furchungsteilung nach dem vegetativen Pol zu zunehmend verlangsamt würde, daß also die Makromeren sich langsamer teilen würden als die Mikromeren. Durch Zeitrafferfilmaufnahmen ließ sich jedoch zeigen, daß die Zellteilungen bis etwa zur 12. Furchungsteilung rhythmisch und im ganzen Keim gleichzeitig ablaufen. Infolge der ungleichen Dotterverteilung ist

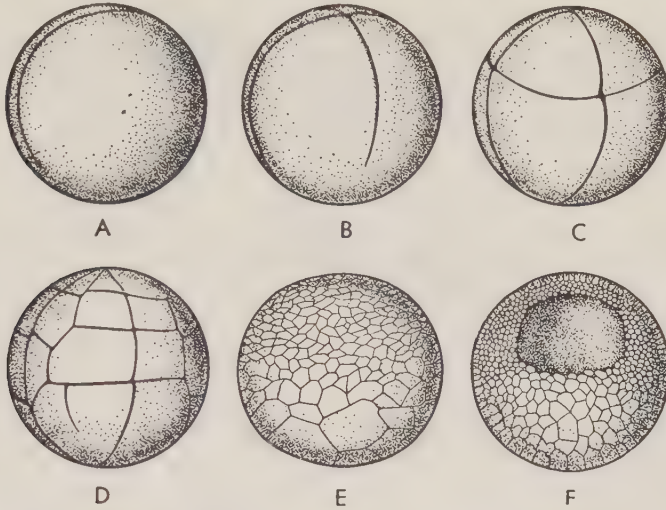


Abb. 66. Furchung und Blastulabildung bei Amphibien = mesolecithales Ei. Die sechs Abb. sind den in Abb. 65 wiedergegebenen Furchungsstadien vergleichbar (s. auch Abb. 67 und 68). A Erste Furchung; B zweiter Teilungsschritt. C dritte – äquatoriale – Furchung, kleinere Zellen (Mikromeren) in der animalen Hemisphäre; D ungefähr 32 – Zellstadium, Furchungen unregelmäßig, Zellen in der vegetativen Hemisphäre größer; E Blastula, starker Größenunterschied zwischen Mikro- und Makromeren an den beiden Polen. F Schnitt durch eine Blastula. Die Furchungshöhle ist von bescheidener Größe, die Wand der Blastula mehrere Zellagen dick. Die dotterreichere vegetative Hemisphäre ist ebenfalls gefurcht, doch sind hier die Zellen größer (Makromeren). Die Furchungen verlaufen bis zum 12. Teilungsschritt synchron (später vielleicht in der vegetativen Hemisphäre langsamer).

jedoch die dritte äquatoriale Furchungsebene deutlich vom Äquator der Zelle nach dem animalen Pol verschoben. (Bezogen auf die Erdkugel könnte man sagen, sie sei nach Norden bis zum Wendekreis des Krebses verlagert.) Als Folge davon sind die oberen vier Zellen viel kleiner als die unteren vier Zellen. Der Größenunterschied zwischen den am animalen Pol gelegenen Blastomeren (Mikromeren) und den großen, dotterreichen Makromeren am vegetativen Pol wird in der Folgezeit bei den genannten Amphibien viel deutlicher als bei *Branchiostoma*, so daß die sich bildende Amphibienblastula von der Blastula von *Branchiostoma* verschieden ist. Das Blastocoel im Inneren des mehrschichtigen Keimes liegt exzentrisch, es ist nach dem animalen Pol verschoben und in seiner Größe reduziert.

Makrolecithale Eier

Selachier · Teleosteer · Reptilien · Vögel

Obwohl das Amphibienei eine beträchtliche Dottermenge enthält, ist die Furchung der Eizelle wie bei *Branchiostoma* eine totale (*Holoblastier*), wenn auch inäquale. Bei Formen mit großen, dotterreichen Eiern wie den Selachiern, Reptilien und Vögeln, bei denen die Eizelle zum größten Teil aus einer trägen Dottermasse besteht, erfolgt nur eine partielle Furchung (weshalb wir die genannten Formen als *Meroblastier* bezeichnen). Furchung und Blastulabildung sind auf den kleinen Bezirk des Bildungsplasmas am animalen Pol beschränkt (Abb. 67). Es entsteht eine vielschichtige Keimscheibe,

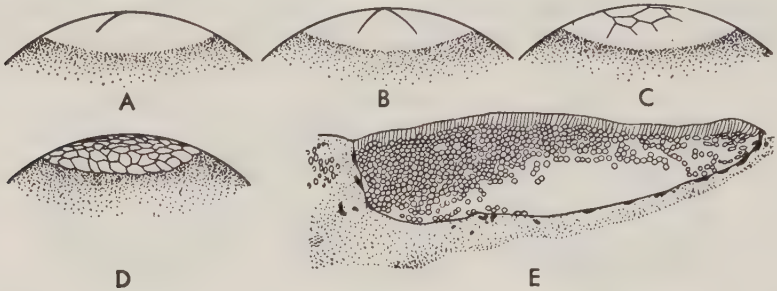


Abb. 67. Furchung und Bildung der Keimscheibe bei Meroblastiern (Elasmobranchier, Reptilien, Vögel) = Formen mit dotterreichen telolecithalen Eiern (vgl. Abb. 65 und 66). In den Abb. A–D ist nur der animale Pol des Eies dargestellt, der das Bildungsplasma enthält; die große Dottermasse nimmt an der Furchung nicht teil. A–D Furchungsstadien, vergleichbar den in Abb. 65 und 66 A–D wiedergegebenen Stadien. Das Ergebnis der Furchung ist hier nicht eine Kugel, sondern eine flache Keimscheibe, die aus den Furchungszellen gebildet wird. Abb. E zeigt (stärker vergrößert) einen Schnitt durch die Keimscheibe eines Haies. Im Inneren der aus einer Vielzahl von Zellagen gebildeten Keimscheibe tritt früh eine Furchungshöhle auf, die sich wohl mit der durch Dotterresorption zwischen Keimscheibe und unsegmentierter Dottermasse entstandenen Subgerminalhöhle vereinigt. (E nach VON KUPFFER)

die dem Dotter aufliegt. Der zwischen Keimscheibe und Dottermasse auftretende Spaltraum, die *Subgerminalhöhle*, kann als Äquivalent des Blastocoels angesehen werden. Bei telolecithalen Eiern ist die Blastula also nicht kugelförmig, sondern bildet eine flach ausgebreitete Scheibe. Ihre Randzone, die ringsum von Dotter begrenzt wird, besteht aus jenen Zellen, die bei weniger dotterreichen Eiern im Bereich des vegetativen Poles liegen würden, während sie hier eine solche Lage niemals einnehmen können. Ein Kartograph würde etwa sagen, daß die Meroblastier-Blastula eine Kugel darstellt, die in einer Nordpolarprojektion in eine zweidimensionale „Karte“ flächenhaft ausgebreitet wurde.

Die Eier der Teleosteer sind von geringer Größe, kleiner als Amphibieneier. Das klare Bildungsplasma liegt, deutlich abgesetzt, kappenartig dem öligen Dotter auf. Nur das Bildungsplasma wird bei der Furchung zerlegt, die Dottermasse bleibt ungliedert. Die mehrschichtige Keimscheibe entsteht auf gleichartige Weise wie bei den großen, dotterreichen Eiern der anderen Meroblastier.

Mammalia

Die Frühstadien in der Entwicklung der Säugetiere (Abb. 68) sind besonders spezialisiert und weisen keine Ähnlichkeit mit entsprechenden Stadien anderer Wirbeltiere auf. Bei den typischen Säugetieren entwickelt sich das Junge im Mutterleib und wird

zunächst durch Sekrete der Uterusdrüsen (sog. Uterusmilch), später durch die *Placenta* mit Nährstoffen aus dem mütterlichen Blutstrom versorgt. Die Placenta entsteht durch eine spezifische Umgestaltung embryonaler Membranen, der Embryonalhüllen, die an sich bei allen Amnioten ausgebildet werden. Viele Entwicklungsvorgänge bei den Mammalia sind entsprechenden Prozessen bei Reptilien oder Vögeln sehr ähnlich, die Frühstadien der Säugetiere sind jedoch einzigartig. Das Säugetier benötigt keinen Dotter und besitzt auch keinen. Es ist infolgedessen sehr klein, und die frühen Furchungsstadien – die Furchung findet im Oviduct statt – sind denen von *Branchiostoma* sehr ähnlich. Es ist jedoch notwendig, daß sehr schnell eine äußere epitheliale

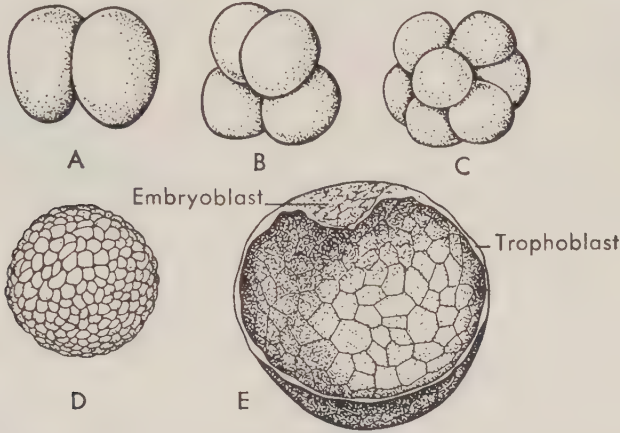


Abb. 68. Furchung und Blastocystenbildung bei einem Säugetier (Primaten). Das kleine, nahezu dotterfreie Ei furcht sich in ähnlicher Weise (A–D) wie das Ei von *Branchiostoma*. Die am Ende der Furchung entstandene Blastocyste (in E im Schnitt dargestellt) sieht zwar der Blastula von *Branchiostoma* täuschend ähnlich; die dünne Wandschicht der Blastocyste ist jedoch der Trophoblast, der zur Uterusschleimhaut in Verbindung tritt und das Ernährungsorgan für den Embryo aufbaut. Der Keim wird lediglich aus der inneren Zellmasse, dem Embryoblasten, gebildet. Er liegt (in der Zeichnung) oberhalb der Blastocyste, die dem Blastocoel (Furchungshöhle) der Holoblastier nicht ohne weiteres gleichzusetzen ist, und entspricht der Keimscheibe der Meroblastier (vgl. Abb. 67 E). (Nach STREETER)

Zellschicht entwickelt wird, die sich am Aufbau der Placenta beteiligt, sobald der Keim nach Beendigung der oft nur kurz dauernden Tubenwanderung den Uterus erreicht hat. Infolgedessen lassen sich an der Säugetierblastocyste (die nicht der Amphibienblastula gleichgesetzt werden darf, welche ja lediglich den Embryonalkörper bildet) zwei Abschnitte unterscheiden: (1) eine innere Zellmasse, aus welcher der Embryo hervorgeht, der *Embryoblast*, und (2) eine dünne, äußere Zellkugel, der *Trophoblast*, eine embryonale Membran, die den Kontakt mit den mütterlichen Geweben des Uterus aufnimmt.

Gastrulation und Keimblattbildung

Durch die Furchung wird die Eizelle in viele kleine Furchungszellen zerlegt. Als Endergebnis entsteht bei den Holoblastiern (*Branchiostoma*, Anuren, Urodelen) die kugelförmige Blastula, bei den Meroblastiern (Selachier, Teleostee, Gymnophionen, Sauropsiden) die dem Dotter aufliegende Keimscheibe und bei den Säugetieren die Blastocyste.

Bei einigen Formen bestehen zwischen den verschiedenen Abschnitten der Blastula Unterschiede hinsichtlich Zellgröße, Pigmentgehalt und Dottermenge. Sie sind sichtbarer Ausdruck einer allmählichen Determination des Zellmaterials, durch welche die Totipotenz der ersten Furchungszellen zunehmend eingeschränkt wird. Bei anderen Formen äußert sich die erfolgte Determination von Zellen nicht sogleich in einer entsprechenden Differenzierung, jedoch läßt sich das künftige Schicksal eines bestimmten Blastulabezirks (zum Beispiel) mit Hilfe der vitalen Farbmarkierung bis zu älteren Embryonalstadien verfolgen. Als Ergebnis derartiger Versuche und Beobachtungen konnte für eine beträchtliche Zahl von Chordaten nachgewiesen werden, daß – unter der Voraussetzung einer ungestörten Entwicklung – das künftige Schicksal der verschiedenen Zellareale bereits im Blastulastadium festgelegt ist. Die Topographie der präsumptiven „Organanlagen“ läßt sich auf das Blastulastadium zurückprojizieren und auf entsprechenden Zeichnungen eintragen (Abb. 70 A–H).

Der nächste Entwicklungsschritt, die *Gastrulation*, geht mit einer Reihe von Gestaltungsbewegungen einher. Zellareale werden in Positionen verschoben und verlagert, die sie zum Teil beim älteren Embryo und im Adultstadium einnehmen. Der bei *Branchiostoma* bisher einschichtige Keim wird in einen zweischichtigen umgewandelt, aus der Blastula wird eine *Gastrula*. Die äußere Schicht liefert das Material für die Epidermis des adulten Organismus und für die Anlage des Nervensystems. Von den Zellen der inneren Schicht wird u. a. der Darmkanal ausgekleidet. Bei der Gastrulation, bei der Zellmaterial in das Innere des Keimes verlagert wird, verschwindet das Blastocoel. Es entsteht (wie nachfolgend beschrieben) ein neuer Hohlraum im Keim, der Urdarm (Gastrocoel, Archenteron). Die Urdarmbildung ist das kennzeichnendste Geschehen bei der Gastrulation.

Die *Gastrula* von *Branchiostoma* ist in mancherlei Hinsicht der adulten Form der niedersten Metazoen, der Coelenteraten, vergleichbar, die sich niemals über ein zweiblättriges Stadium hinaus entwickeln. Da sich außerdem der nachfolgend für *Branchiostoma* geschilderte Modus der Gastrulation (Invaginationsgastrula) bei vielen Metazoen findet, hat HAECKEL eine zweiblättrige *Gastraea* als hypothetische Urform aller vielzelligen Tiere angenommen: *Gastraeatheorie*. Diese Theorie fand allerdings keine allgemeine Bestätigung, da nicht bei allen Coelenteraten die „*Gastrula*“form der adulten Tiere durch Invagination entsteht (sondern z. B. bei den primitiven Cnidaria durch Einwanderung von Zellen der Blastula, Bildung eines Spaltraumes [Gastralhöhle] und sekundärem Durchbruch des Urmundes) und einer Reihe anderer Formen ein typisches „*Gastrula*“stadium fehlt.

Branchiostoma

Branchiostoma zeigt den einfachsten und am leichtesten übersehbaren Typus der Gastrulabildung (Abb. 69). Das wichtigste Geschehen ist der *Invaginationsprozess*, die Einstülpung von Zellen der vegetativen Hemisphäre gegen das Blastocoel (das meist vollständig verdrängt wird). Durch die Invagination kommt es zur Bildung eines zweischichtigen, becherförmigen Keimes. Die kleineren Zellen der ursprünglichen animalen Hemisphäre (Mikromeren) liegen vornehmlich in dem äußeren Blatt der *Gastrula*, die großen Zellen aus dem Bereich der vegetativen Hemisphäre (Makromeren) bilden zum größten Teil die innere Wand des becherförmigen Keimes und begrenzen den als *Gastrocoel* oder *Urdarm* (*Archenteron*) bezeichneten Hohlraum. Die Urdarmöffnung wird *Blastoporus* genannt.

Bei einigen primitiven Metazoen auf der Coelenteratenstufe ist mit dieser Entwicklungsphase die definitive Körpergestalt erreicht. Die äußere Zellage bildet das *äußere Keimblatt*, das *Ektoderm*, die inneren, eingestülpten Zellen formen das *innere Keimblatt*, das *Entoderm*. Bei den Chordaten läuft die Gastrulation auf eine kompliziertere

Weise ab, und der Gestaltungsprozeß ist längst nicht beendet. Für die Bildung des kompliziert gebauten Nervensystems wird ein besonderes Areal des oberflächlich gelegenen Ektoderms, das *Neuroektoderm*, herangezogen. Bereitgestellt werden muß ferner das Zellmaterial für das *mittlere Keimblatt*, das *Mesoderm*, das den größten Teil der Körpermasse der Chordaten aufbaut. Ein dorsomedian gelegener Streifen des Mesoderms, das *Chorda-Mesoderm*, bildet die Chorda dorsalis und erhält gleichzeitig eine besondere Bedeutung als Induktor für die Entwicklung des Nervensystems.

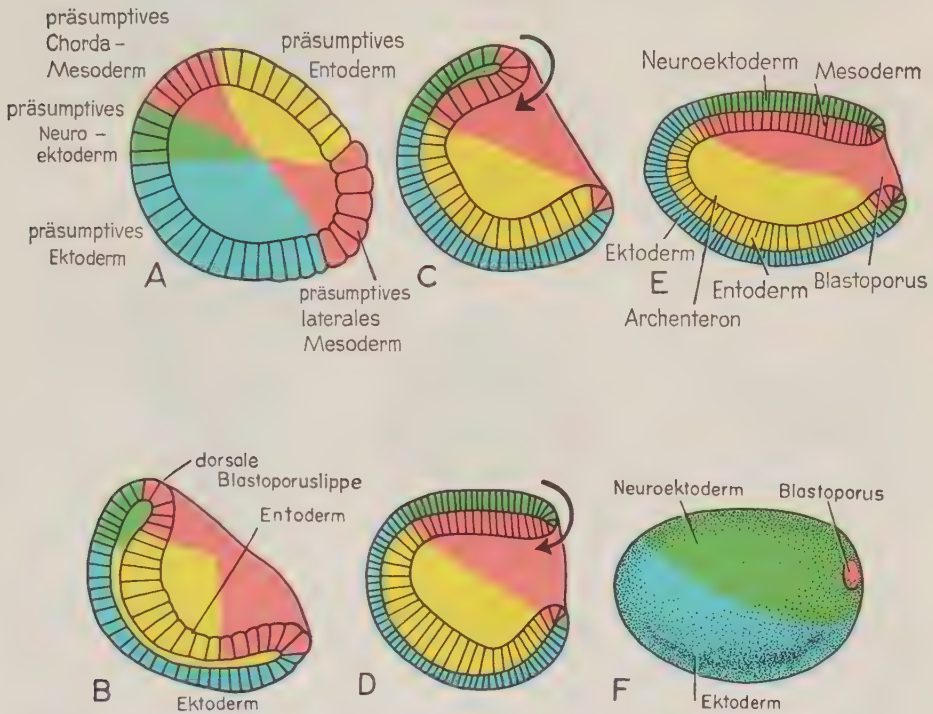


Abb. 69. Gastrulation bei *Branchiostoma*. A–E Mediansagittalschnitte einander folgender Entwicklungsstadien (der Keim ist aus der ursprünglichen Position des Eies in die künftige Lage des adulten Tieres gedreht; das Kopfende zeigt nach links, das Gebiet des früheren vegetativen Pols liegt postero-dorsal). A Die Zellen des präsumptiven Entoderms bilden eine abgeflachte Platte; B das Entoderm ist eingestülpt (invaginiert) und die ursprünglich vom Chorda-Mesodermmaterial getrennten Zellen des lateralen Mesoderms wandern aufwärts, um sich mit dem Chorda-Mesoderm zu vereinigen; C diese Zellbewegung ist nunmehr weitgehend abgeschlossen; die Einrollung von Chordamaterial im Bereich der dorsalen Blastoporuslippe (Pfeil) dauert an; D und E die Bildung der Gastrula ist beendet, der Keim (insbesondere Chorda dorsalis und überlagerndes Neuroektoderm) streckt sich in die Länge; F Aufsicht auf eine späte Gastrula von links. (Nach HATSCHKE, CERFONTAINE, CONKLIN)

In dieser und den folgenden Abbildungen sind die Keimblätter durch Farben gekennzeichnet: (Epidermales) Ektoderm = blau; Neuroektoderm = grün; Mesoderm = rot; Entoderm = gelb.

Die oben genannten Keimbezirke können bei *Branchiostoma* in das Blastulastadium zurückverfolgt und auf der Blastula „lokalisiert“ werden (Abb. 70 A, B). Die präsumptiven Ento- und Mesodermzellen gelangen beim Gastrulationsprozeß in das Innere des Keimes. Am Beginn der Gastrulation formen die großen, dotterreichen Zellen am vegetativen Pol, die das Entoderm bilden werden, eine abgeflachte Platte. Sie stülpt sich am postero-dorsalen Rand, im Grenzbereich von Mikro- und Makro-

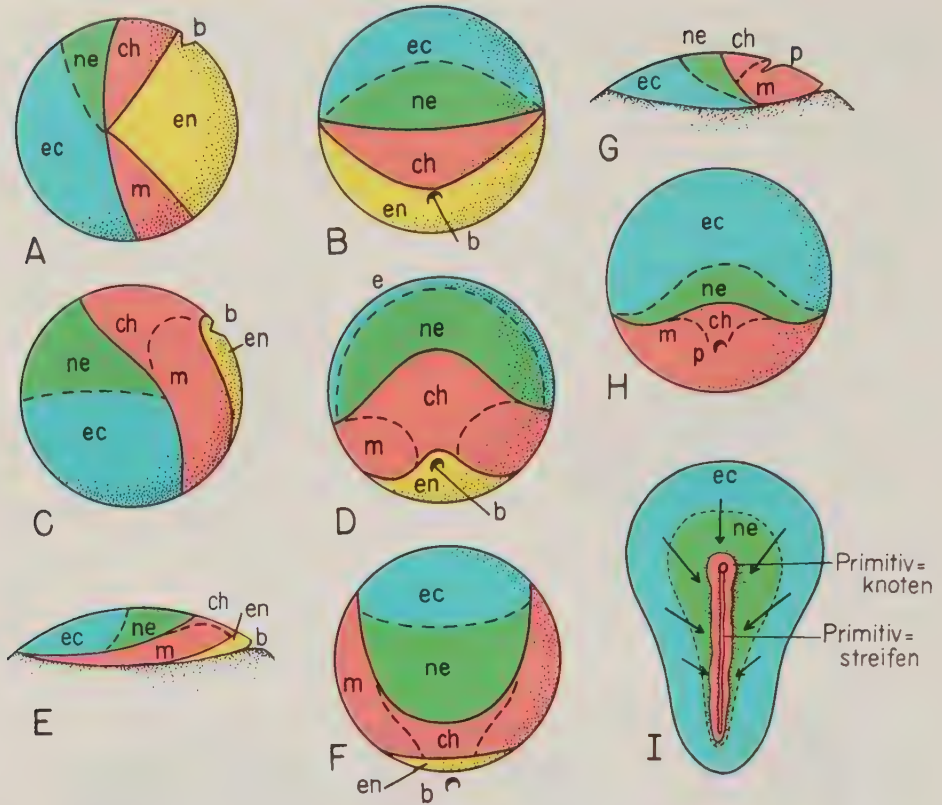


Abb. 70. Anordnung des Materials für die präsumptiven Keimblätter und die Chorda dorsalis von Holo- und Meroblastiern (bei normaler Entwicklung), projiziert auf die Oberfläche der Blastulae bzw. Keimscheiben. A und B Linke Seite und Dorsalansicht einer Blastula von *Branchiostoma* (vgl. Abb. 66 E, S. 123); C und D Amphibienblastula in ähnlicher Ansicht (vgl. Abb. 67 E, S. 124). In diesen Abbildungen ist die Blastula aus der ursprünglichen Lage des Eies in die Position gedreht, die von der Gastrula eingenommen wird. Der ursprünglich ventral gelegene vegetative Pol hat sich nach hinten aufwärts gedreht und liegt im wesentlichen in dem in A als präsumptives Entoderm bezeichneten Bereich. Die Stelle, an der später der Blastoporus entsteht, ist durch einen Einschnitt markiert. In E, F und G, H ist in entsprechender Weise die flache Keimscheibe eines Selachiers bzw. eines Vogels (makrolecithaler Eityp) in Seiten- und Dorsalansicht dargestellt. Die Anordnung des Zellmaterials für die präsumptiven Keimblätter ist bei allen genannten Formen ähnlich; beim Vogel jedoch (einem Amnioten) wird der Blastoporus – mit Ausnahme einer möglichen Beteiligung bei der Entodermbildung – durch den Primitivstreifen ersetzt. I Späteres Entwicklungsstadium eines Vogelkeims (älteres Stadium als in Abb. H); der Embryo streckt sich in die Länge, das Entoderm hat sich vom Ektoderm abgegliedert, die Zellen des präsumptiven Mesoderms und des Neuroekterms wandern nach einwärts (in Richtung der Pfeile) zum Primitivstreifen. Abk.: b Bildungsstelle des Blastoporus; ch präsumptive Chorda dorsalis; ec präsumptives epidermales Ektoderm; en präsumptives Entoderm; m präsumptives Mesoderm; ne präsumptives Neuroektoderm; p Bildungsstelle des Primitivknotens und des Primitivstreifens. (Nach den Angaben von CONKLIN, VOGT, VANDEBROEK, PASTEELS)

meren, in das Innere des Keimes ein, so daß ein Urmund, Blastoporus, entsteht. Die im Blastulastadium in einem halbmondförmigen Areal angeordneten präsumptiven Mesodermzellen, aus denen die Chorda dorsalis hervorgeht, werden über die dorsale Blastoporuslippe eingerollt. Sie schieben sich an der Innenseite vorwärts und bilden einen sich verlängernden medianen Streifen, wodurch die Gastrula als Ganzes in die

Länge gestreckt wird. Seitlich von dem an der dorsalen Blastoporuslippe eingerollten Chordamaterial strömen die Zellen des eigentlichen Mesoderms in das Innere der Gastrula, gleiten entlang der Innenfläche des Ektoderms vorwärts und aufwärts und bilden einen Zellstreifen jederseits der sich entwickelnden Chorda dorsalis. Nachdem das Mesoderm in das Innere des Keimes verlagert ist, breitet sich das Neuroektoderm in einem großen Areal auf der dorsalen Oberfläche der Gastrula, vor dem Blastoporus, aus. Die Entwicklung des Neuroektoderms und des Mesoderms wird durch lebhaftes Zellaktivität, durch Zellwanderung und Zellvermehrung in der Randzone des Blastoporus ausgelöst, besonders im Bereich der dorsalen Blastoporuslippe, die ein wichtiges Wachstums- und Organisationszentrum darstellt.

Die spätere Gastrula gleicht einer etwas in die Länge gezogenen Hohlkugel, in deren Inneres als einziger Zugang am hinteren Körperende ein nunmehr in der Größe reduzierter Blastoporus führt. An der Außenfläche ist das epidermale Ektoderm im wesentlichen an der Ventralseite gelegen. Das Neuroektoderm nimmt das postero-dorsale Areal ein. Die Ausdehnung des Entoderms, das den ventralen Abschnitt des inneren Blattes bildet, entspricht in diesem Stadium etwa dem Gebiet des epidermalen Ektoderms in der äußeren Schicht der Gastrula. Das Mesoderm ist im postero-dorsalen Bereich angeordnet. In seiner Mitte liegt als Längsstreifen das Chorda-Mesoderm und bildet das Dach des Archenterons.

Das nächste Stadium in der Primitiventwicklung von *Branchiostoma*, die Bildung der „Mesodermtaschen“, gehört zwar nicht mehr zum Gastrulationsvorgang, soll aber an dieser Stelle beschrieben werden. Das längs dem Urdarmdach gelegene Mesodermmaterial bildet ausschließlich Chorda dorsalis. Der seitliche Anteil des Mesodermmantels geht nach der klassischen Coelomtheorie (O. und R. HERTWIG) jederseits unmittelbar in das Entoderm über. Er buchtet sich auf jeder Seite nach auswärts, so daß paarige Längsrinnen entstehen (Abb. 78; 79, S.137). Von vorn beginnend, werden diese Rinnen in eine segmentale Reihe von Taschen, die mesodermalen Somiten, zerlegt. Aus den Hohlräumen der Somiten, von denen zumindest die vorderen Paare (bis Coelomsäckchen IV) als Urdarmdivertikel ursprünglich mit dem Urdarm in Verbindung standen, geht das Coelom hervor. Das Zellmaterial der Somiten erfährt später eine entsprechende Differenzierung und bildet verschiedene Mesodermderivate. Aus dem in der Dorsomedianlinie am Dach des Urdarms gelegenen Chorda-Mesoderm entsteht die Chorda dorsalis. Das Darmentoderm löst sich allmählich vom Mesoderm, seine freien Ränder wachsen aufwärts und einwärts und vereinigen sich schließlich ventral der Chorda zum epithelialen Darmrohr. Die bei *Branchiostoma* nachweisbare Abgliederung der Coelomsäckchen II–IV ähnelt der Enterocoelbildung bei Enteropneusten und Echinodermen. Dieser Befund bildet den Hauptgrund für die Annahme, daß die Chordaten dem Stamm der Echinodermen verwandt seien. •

Amphibien

Bei Fröschen und Schwanzlurchen erfolgt die Gastrulation zwar in einer grundsätzlich ähnlichen Weise wie bei *Branchiostoma*, jedoch in einer etwas modifizierten Form (Abb. 71; 80, S.138). Zu Anfang der Gastrulation „versucht“ gewissermaßen die Blastula sich einzustülpen. In der Randzone zwischen den pigmentierten Zellen des grauen Halbmonds und den dotterreichen vegetativen Zellen tritt – an entsprechender Stelle wie bei *Branchiostoma* – ein halbmondförmiger, spaltartiger Urmund mit einer deutlich ausgeprägten Blastoporuslippe auf. Eine Invagination der gesamten Dottermasse der vegetativen Hemisphäre ist jedoch physikalisch unmöglich, so daß die weitere Ausbildung der Gastrula durch ein Überwachsen an der dorsalen Blastoporuslippe, also durch Epibolie und Einrollung, erfolgt. Schließlich wird eine doppel-

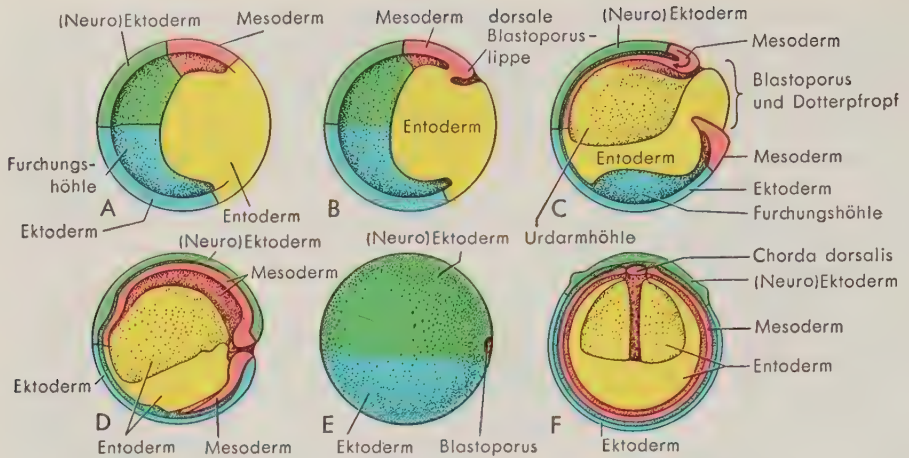


Abb. 71. Gastrulation bei Amphibien. A–D Schnitte durch die Gastrula (vergleichbar Abb. 69 A–E, S. 127). Die hier vorhandene, mäßig große Dottermenge schränkt die Invagination auf das in B gezeigte Ausmaß ein; der Gastrulationsvorgang wird durch Überwachsung und Einrollung fortgeführt, wie dies für die dorsale Blastoporuslippe in Abb. C durch den Pfeil angedeutet wurde; E Amphibiengastrula in der Ansicht von links; F Querschnitt, vorderer Teil der Gastrula in der Ansicht von hinten. Wie die Abb. C, D und F zeigen, schiebt sich das Mesoderm zwischen Ektoderm und Entoderm (vgl. Abb. 80 A, B, S. 138). (Nach HAMBURGER)

wandige Halbkugel gebildet, die der Gastrula von *Branchiostoma* ziemlich vergleichbar ist. Ein Unterschied besteht jedoch in dem Modus der Mesodermbildung. Bei Amphibien werden sicherlich keine Mesodermtaschen ausgebildet. Statt dessen breitet sich das eingefaltete Mesoderm zwischen Ektoderm und Entoderm als geschlossene Schicht aus, die schließlich die ventrale Medianlinie erreicht. Die Segmentierung der Stammplatte und die Entstehung des Coeloms durch Aufspaltung der Seitenplatten erfolgen bei Amphibien später.

Elasmobranchier

Augenscheinlich kann eine typische Gastrulation, wie wir sie bei den holoblastischen Eiern gefunden haben, an der abgeplatteten Keimscheibe der Meroblastier (Abb. 72 A) nicht stattfinden. Eine Kugel, deren Wand sich einstülpen kann, ist hier nicht vorhanden. Dagegen spielen Epibolie und Einrollung eine wesentliche Rolle.

Nach den bei *Branchiostoma* und am Amphibienkeim erhobenen Befunden müßte als erster Schritt des Gastrulationsprozesses unter dem Ektoderm die Entodermschicht gebildet werden¹⁰. Dieser Entwicklungsvorgang wird, zumindest zum Teil, durch eine Einrollung von Zellmaterial an den Blastoporuslippen, vor allem an der dorsalen Lippe, hervorgerufen. Wo aber sind die Blastoporuslippen bei einer flachen Zellplatte? Man könnte sie in der Randzone der Keimscheibe vermuten und annehmen, daß die dorsale Blastoporuslippe, das Gebiet mit der größten Zellaktivität, am hinteren Ende des sich bildenden Keimes liegt. Bei Hai-Embryonen wird von einigen Autoren ein Aktivitätszentrum am hinteren Rand der Keimscheibe als Gebiet der dorsalen Blastoporuslippe angesprochen (Abb. 84 A, S. 141). Hier kommt es nach Ansicht dieser Forscher (nach der begründeten Meinung anderer Autoren nicht *am*

¹⁰ Das Wesen der Gastrulation besteht allerdings nicht in der Entodermbildung, sondern in der Urdarmbildung (siehe STARCK, 1975).

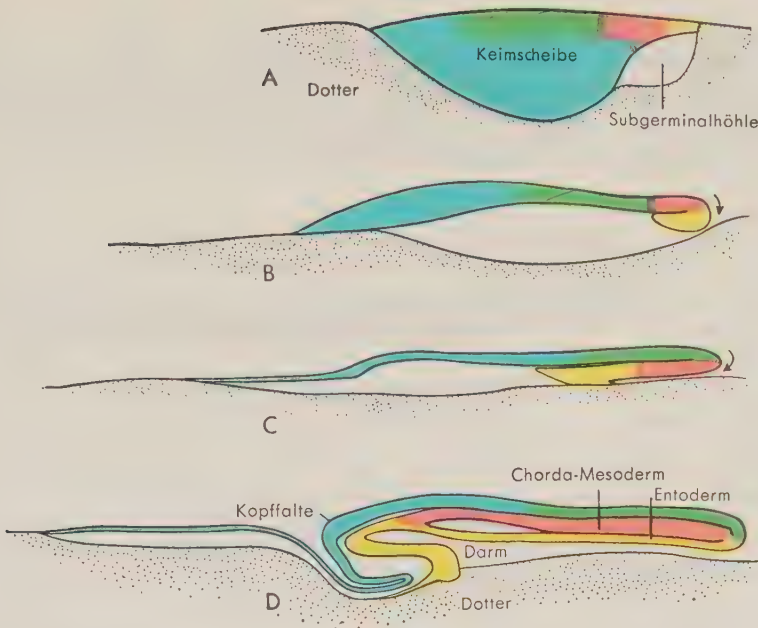


Abb. 72. Längsschnitte durch einander folgende Entwicklungsstadien des Gastrulationsvorganges bei Elasmobranchiern (als Beispiel für Formen mit makrolecithalen Eiern). Dargestellt sind nur die Keimscheibe und die angrenzenden Dotterbezirke (Vorderende des Keimes nach links gerichtet). A Keimscheibe (vgl. Abb. 68 E, S. 125); B Einstülpung von Zellmaterial (Entoderm) am hinteren Ende der Keimscheibe, das der Blastoporusregion der Holoblastier entspricht; C Einrollung von Mesodermmaterial; D das Mesoderm ist vom Entoderm getrennt, die Darmhöhle gebildet. Sie ist ventral offen und wird vom Entoderm überdacht. (Nach VANDEBROEK)

Hinterrand der Keimscheibe, sondern in *seiner Nähe*) zur Einstülpung und einem schnellen Überwachsen von Zellmaterial (Abb. 72 B, C), das sich nach vorn unter die Keimscheibe ausbreitet und sie in ein zweischichtiges, abgeplattetes Äquivalent einer Gastrula umwandelt. Das Ektoderm (präsumptive Epidermis und präsumptive Medullarplatte) liegt an der Oberfläche, darunter das Entoderm, und zwischen den beiden Keimblättern breitet sich, wie bei den Amphibien, das Mesoderm aus, das sich vom Urdarmdach und jederseits vom Randwulst einschiebt. Aus der Form der Keimscheibe ergeben sich jedoch noch weitere Unterschiede gegenüber der Amphibiengastrula. Das Entoderm bildet zunächst kein geschlossenes Darmrohr, sondern ist flach über die Dotteroberfläche ausgebreitet (Abb. 72 D), und das Mesoderm wächst jederseits mehr lateralwärts als nach ventral. Der Embryonalkörper ist auf der Ventralseite gewissermaßen offen.

Reptilien und Vögel

Die Sauropsiden (Reptilien und Vögel) zeigen einen noch stärker spezialisierten Typ der Gastrulation (Abb. 73–75). Als Ergebnis der Furchung ist bei ihnen – ähnlich wie bei den Elasmobranchiern – eine aus mehreren Zellschichten bestehende Keimscheibe entstanden, die dem Dotter aufliegt. Vom Urdarmsäckchen der Reptilien abgesehen, findet jedoch keine Einstülpung von Entoderm statt. Die prospektiven Entodermzellen wandern vielmehr (vor allem am künftigen Hinterende des Embryos) in die Tiefe, und das von ihnen gebildete Entoderm spaltet sich als dünne Zellschicht von dem

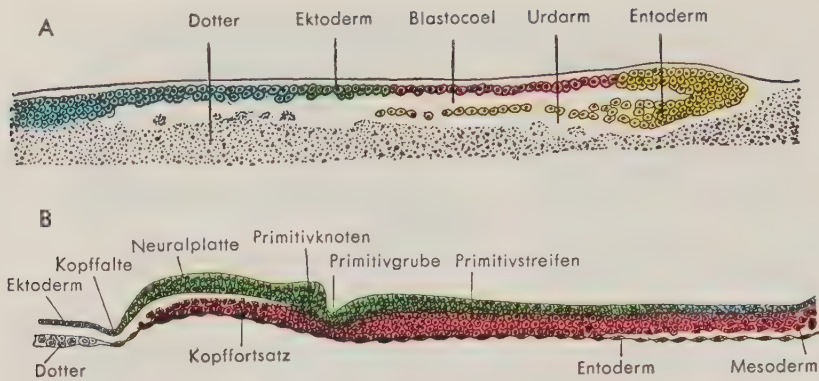


Abb. 73. Längsschnitte durch zwei Stadien der Primitiventwicklung eines Vogelkeims. A Stadium vergleichbar der in Abb. 72 B dargestellten Entwicklungsstufe eines Haiembryos; das Entoderm entsteht jedoch durch Delamination und bildet das Dach des Archenterons (Urdarm). Die Ähnlichkeit mit entsprechenden Entwicklungsstadien der Elasmobranchier ist nur scheinbar; denn es findet am Hinterrand der Keimscheibe keine Einstülpung von Zellmaterial statt und kommt nicht zur Ausbildung eines Blastoporus; B späteres Entwicklungsstadium, vergleichbar Abb. 70 I, S. 128; der Schnitt verläuft durch die Primitivgrube und den caudalwärts anschließenden Primitivstreifen. Im Primitivstreifen wandern Zellen (in der Zeichenebene) aus der Oberfläche in die Tiefe und schieben sich zwischen Ektoderm und Entoderm nach vorn (Kopffortsatz = Anlage der Chorda dorsalis) und nach seitwärts und caudalwärts (Mesodermschicht). (Nach AREY)

oberflächlichen Anteil der Keimscheibe, dem (primären) Ektoderm, ab: *Delamination* (Abb. 73 A). Der erste Akt des Gastrulationsvorganges ist somit vollendet, und man könnte in Analogie zu den Vorgängen bei den Selachiern erwarten, daß nunmehr eine Einrollung von Mesoderm über den hinteren Rand der Keimscheibe erfolge. Dies ist jedoch nicht der Fall. Das Mesodermmaterial tritt vielmehr durch eine besondere Art „Blastoporus“ in die Tiefe und breitet sich zwischen Ektoderm und Entoderm aus. Dieser „Urmund“ der Sauropsiden ist im Vergleich zum Blastoporus der Amphibien in höchstem Maße umgestaltet und wird als *Primitivstreifen* bezeichnet (Abb. 70 I, S. 128; 85 B, S. 143). Er besteht aus paarigen Längswülsten, die zwischen sich die *Primitivrinne* fassen. Am Vorderende der Primitivrinne liegt bei den Reptilien das *Urdarmsäckchen*, bei den Vögeln die *Primitivgrube*¹¹.

Das Studium der normalen Entwicklung und experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, daß der Primitivstreifen die Aufgaben des Blastoporusgebietes der Amphibiengastrula bei der Organisation des Mesoderms und der Medullarplatte übernommen hat. Auf der Dorsalfäche der Keimscheibe findet eine ständige Bewegung der Zellen gegen die Ränder des Primitivstreifens statt. In ihm wandern diese Zellen in die Tiefe und schwärmen zwischen Ektoderm und Entoderm aus (Abb. 73 B; 74; 75). Vor dem Primitivknoten bilden die eingewanderten Zellen beim Vogelkeim den *Kopffortsatz*, die Anlage der *Chorda dorsalis*. Das sich nach seitwärts verschie-

¹¹ Bei den Reptilien tritt zunächst im hinteren Abschnitt des Embryonalschildes (= zentraler Bereich der Keimscheibe) als knotenförmige Verdickung die Primitivplatte auf, in die sich das Urdarmsäckchen einstülpt und zwischen primärem Ektoderm und (Deuter-)Entoderm vorschiebt. Der Boden des Urdarms (das Säckchen ist mit dem darunter gelegenen Entoderm verklebt) reißt ein, so daß sein Lumen in die Subgerminalhöhle übergeht. Der Primitivstreifen entsteht bei Reptilien erst, nachdem sich die Mesodermränder hinter dem Urmund vereinigt haben und einen verdichteten Gewebestreifen bilden. (Bezüglich weiterer Einzelheiten über die Gastrulation der Sauropsiden sei auf die Lehrbücher der Embryologie verwiesen, bspw. STARCK, Embryologie, 1975, der eine ausführliche, moderne Darstellung der Primitiventwicklung der Meroblastier gibt.)

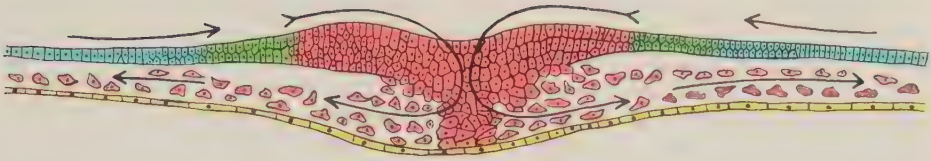


Abb. 74. Querschnitt durch den Primitivstreifen eines Vogelkeimes entsprechend Stadium Abb. 70, S. 128, und 73 B. Das Mesoderm wandert (in Pfeilrichtung) im Primitivstreifen in die Tiefe und dann seitwärts. Das präsumptive Neuroektoderm bewegt sich auf die Mittellinie zu. (Nach R. BELLAIRS in MARSHALL, *Biology and Comparative Physiology of Birds*)

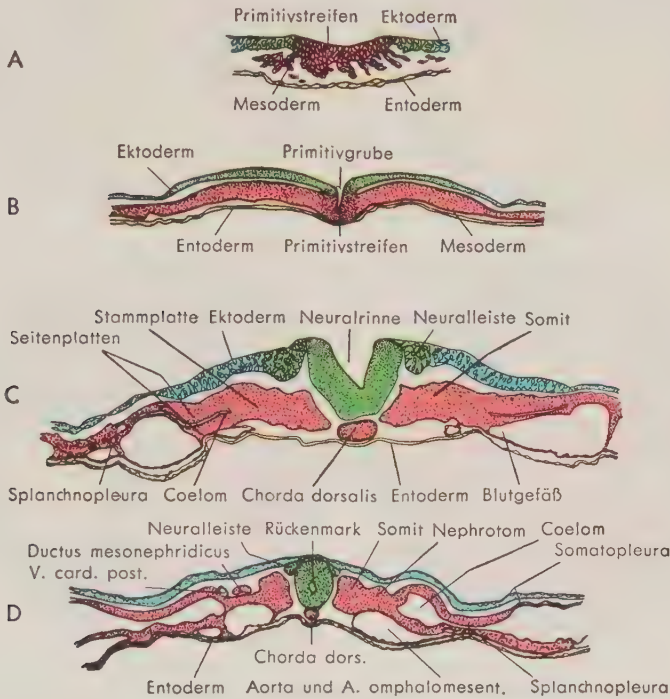


Abb. 75. Querschnitte durch Hühnerembryonen: Bildung des Mesoderms und des Neuralrohres. A Die Einwanderung des Mesodermmaterials im Primitivstreifengebiet hat begonnen; B das Mesoderm breitet sich jederseits zwischen Ektoderm und Entoderm aus, hat sich jedoch noch nicht weiter differenziert (vgl. Abb. 74); C beginnende Gliederung des Mesoderms in Stamplatte (Somiten) und Seitenplatte. Die Chorda dorsalis hat sich jederseits von der Stamplatte abgetrennt; Beginn der Coelombildung durch Aufspaltung der Seitenplatten. Neuralwülste und Neuralleiste treten jederseits der Neuralrinne auf; D die Neuralwülste haben sich mit ihren dorsalen Rändern aneinandergelegt und zum Neuralrohr geschlossen. Das Mesoderm ist in Somiten, Nephrotome und Seitenplatte gegliedert, die Seitenplatte jederseits in ein äußeres Blatt – Somatopleura – und ein inneres Blatt – Splanchnopleura – aufgespalten. Beide Blätter begrenzen des Coelom. (Aus AREY)

bende Mesoderm wird in die Somiten und die Seitenplatten gegliedert. Nach der Einwanderung des Mesodermmaterials verkürzt sich der Primitivstreifen und verschwindet allmählich. Das vor dem Primitivknoten gelegene Neuroektoderm bildet die Anlage des Zentralnervensystems, die *Medullar*(Neural-)platte.

Mammalia

Die Gastrulation zeigt bei den Mammalia ein ganz eigenes Gepräge (Abb. 76 C). Während der Säugerkeim in den späteren Entwicklungsstadien hinsichtlich der wichtigsten Merkmale eine zunehmende Übereinstimmung mit seinen Amniotenverwandten erkennen läßt, verhält er sich bis zum Abschluß der Gastrulation völlig atypisch.

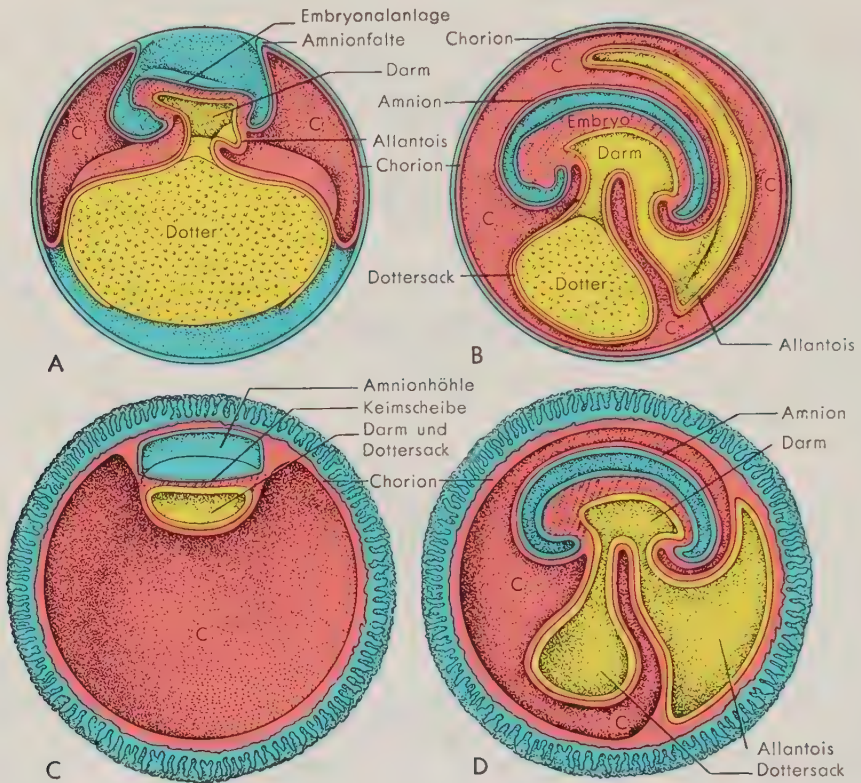


Abb. 76. A und B Bildung der Embryonalhüllen bei Reptil- oder Vogelembryo (vorderes Körperende des Keimes links). A Frühes Stadium; der Embryo hat sich etwas vom Dotter abgehoben, doch stehen Darmrohr und Dottersack in breiter Verbindung. Der Dotter ist noch nicht völlig von Entoderm umwachsen. Vor und hinter dem Embryonalkörper erheben sich die Amnionfalten. Ihre Außenwand wird zum Chorion. Die Bildung der Allantoisanlage ist angedeutet; B älteres Stadium; die Embryonalhüllen sind ausgebildet. Der Dotter ist vollständig in den Dottersack eingeschlossen und schon zu einem Teil resorbiert; C u. D Entwicklung der Embryonalhüllen bei Primaten (als Beispiel für die Entwicklung bei Säugetieren), vergleichbare Schnittbilder zu A und B. Entwicklungsstadium, das an das Blastocystenstadium in Abb. 68 E, S. 125, anschließt. Im Embryoblasten ist ein zentraler Spaltraum entstanden (Dottersack plus Darmlumen), dorsal hat sich die Amnionhöhle (Spaltamnion) gebildet. Zwischen den beiden Hohlräumen liegt die Keimscheibe, an der sich Ektoderm und Entoderm unterscheiden lassen. Der Primitivstreifen und die typische Form der Mesodermbildung, wie wir sie bei den Sauropsiden kennengelernt haben, treten bei Primaten relativ spät auf. Schon früh schiebt sich zwischen Ektoderm und Entoderm Mesenchym ein, das vom Trophoblasten abstammt. Die Chorionzotten sind in diesem Stadium bereits ausgebildet und nehmen Kontakt mit der umgebenden Uterusschleimhaut auf; D späteres Stadium der Säugerentwicklung, entspricht dem in Abb. B abgebildeten Stadium der Sauropsidenentwicklung. Abk.: C Coelom (einschließl. extra-embryonalem Coelom).

Bei den verschiedenen Säugerarten lassen sich in den Einzelheiten des Gastrulationsablaufes deutliche Unterschiede erkennen. Hier seien die Verhältnisse beschrieben, die für Primaten typisch sind.

Die Säugerblastocyste besteht, wie wir gesehen haben, aus einer äußeren Zellschicht, dem Trophoblasten, der die Verbindung mit dem maternen Gewebe aufnimmt, und einer inneren Zellmasse, dem Embryoblasten. In diesem treten bald im oberen und im unteren Abschnitt Hohlräume auf, die sich schließlich so weit ausdehnen, daß zwischen ihnen nur eine flache, zweischichtige Zellplatte erhalten bleibt. Der obere, vom Ektoderm begrenzte Hohlraum, wird zur *Amnionhöhle*, der untere ist ein von Entoderm ausgekleideter *Dottersack*. Die Wandungen der Hohlräume bilden die für Amnioten typischen Eihüllen, die später beschrieben werden sollen. Aus der zwischen Amnion und Dottersack gelegenen zweischichtigen *Keimscheibe* (Keimschild) geht der Embryo hervor. Die dorsale, der Amnionhöhle zugekehrte Schicht großer Zellen formt das Keimschildektoderm, die ventrale, dem Dottersack zugelegene Schicht kleiner, dunkler Zellen das primäre Entoderm. Damit ist das erste Stadium der Gastrulation erreicht. Zwischen Ektoderm und Entoderm schieben sich nunmehr vom Rande her Mesenchymzellen ein, die von frühen Furchungszellen bzw. vom Trophoblasten abstammen. Anschließend entwickelt sich wie bei den Sauropsiden ein typischer Primitivstreifen, der rostral an den Primitivknoten heranreicht (Abb. 86 A, B, S. 143). Der Primitivknoten setzt sich rostralwärts in den Kopffortsatz (Anlage der Chorda dorsalis) fort, der an seinem vorderen Ende in die in das Entoderm eingeschaltete Prächordalplatte übergeht. Nunmehr kommt es auch zur Bildung von embryonalem Mesenchym (Mesoderm), das sich vom Primitivstreifen ausbreitet und rasch an das extraembryonale Mesenchym anschließt.

Entwicklung des Neuralrohres und der Mesodermderivate

Neuralrohr

Nach Abschluß der Gastrulation, die zu einer Neuordnung der Keimbezirke mit bestimmten Nachbarschaftsbeziehungen führte und durch die Urdarmbildung charakterisiert wird, beginnt die Embryobildung mit der Entwicklung der Organanlagen. Aus der Gastrula entsteht die *Neurula*. Kennzeichnendster Prozeß ist an der Oberfläche des Keimes die Bildung eines *Neuralrohres*, dessen Entwicklung durch die unterlagernde Chorda dorsalis induziert wird:

Bei *Branchiostoma* nimmt die Medullarplatte einen großen, ovalen Bereich der dorsocaudalen Oberfläche der Gastrula ein (Abb. 69 E, F, S. 127). Die lateralen Ränder der Platte beginnen bald sich aufzufalten. Bei *Branchiostoma* (nicht aber bei den echten Vertebraten) kommt es dabei zu einer Trennung von (epidermalem) Ektoderm und Neuroektoderm. Die Ränder der präsumptiven Epidermis wachsen von beiden Seiten nach medialwärts über die Medullarplatte, legen sich schließlich aneinander und bilden eine geschlossene „Haut“schicht auf der Rückseite des Körpers. Gleichzeitig rollen sich die Seitenränder der Medullarplatte aufwärts, vereinigen sich miteinander und bilden ein geschlossenes *Neuralrohr* (Abb. 78). Das Vorderende bleibt noch für einige Zeit offen: *Neuroporus*. Am Hinterende überdecken die Medullarwülste den Blastoporus. Das Urdarmlumen steht jedoch als Folge der Auffaltung der Medullarwülste mit dem Lumen des Neuralrohres durch einen *Canalis neurentericus* in Verbindung (Abb. 79) und erreicht somit indirekt – über Neuralrohr und Neuroporus – die Oberfläche. Der Canalis neurentericus schließt sich in einer späteren Entwicklungsphase, wenn der Schwanz aussproßt.

Bei den meisten Vertebraten unterscheidet sich der Entwicklungsmodus des Neuralrohres von den Verhältnissen bei *Branchiostoma* insofern, als die Neuralwülste niemals völlig von dem präsumptiven Epidermis-Ektoderm abgetrennt werden. Das Endresultat, das schließlich erreicht wird, ist jedoch sehr ähnlich, da sich nach Schluß des Neuralrohres die Verbindung mit der epidermalen Ektodermis schicht löst (Abb. 75 C, D, S. 133; 77; 83 B, S. 141; 85 C, S. 142). Während der Auffaltung der Randpartien der Medullarplatte, der sogenannten Medullar(= Neural-)wülste, tritt jederseits in dem Grenzbereich zwischen Medullarwulst und präsumptiver Epidermis die *Neuralleiste* als im Querschnitt keilförmige, längsgerichtete Zellsäule auf, die bis in

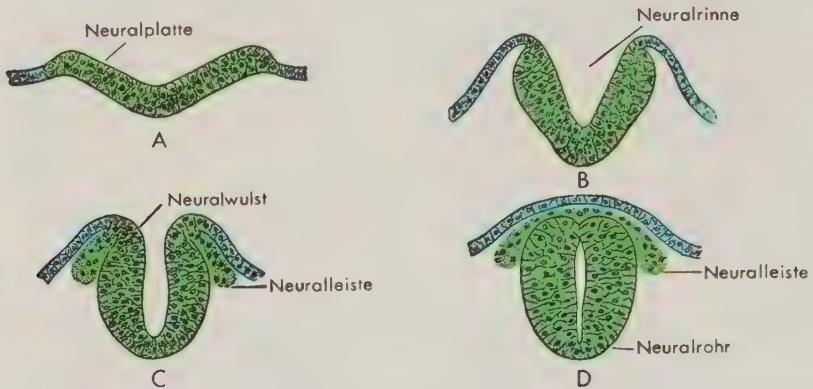


Abb. 77. Bildung des Neuralrohres und der Neuralleiste bei einem typischen Vertebraten (Säuger). Querschnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien. (Aus AREY)

den Kopfbereich, zumindest bis in die Gegend des späteren Zwischenhirns reicht. Die Neuralleiste wird zur Quelle für recht verschiedenartiges Zellmaterial, das sie in das Körperinnere abgibt. Aus Zellen der Neuralleiste gehen sowohl neuronale Strukturen und periphere Glia als auch ganz andere Gewebelemente, wie Mesenchym-, Knorpel- oder Knochenzellen, Odontoblasten und vor allem Pigmentzellen, hervor. Im Kopfbereich beteiligen sich am Aufbau nervöser Strukturen und bestimmter Sinnesorgane auch die Plakoden, Verdickungen des Ektoderms seitwärts des Neuralrohres, deren Zellen sich von der Unterfläche der künftigen Epidermis ablösen. Sie liefern Material für die Bildung des Ophthalmicusanteils des N. trigeminus (Ophthalmicusplakode), für das Octavo-Lateralissystem (Dorsolateralplakode) und für die Neurone des Geschmackssinnes (Epibranchialplakode).

Differenzierung des Mesoderms

Aus dem Mesoderm geht der größte Teil der Körpermasse hervor. Das Ektoderm bildet mit Ausnahme des Gehirns und des Rückenmarks wenig mehr als die oberflächliche Schicht der Haut, die Epidermis. Aus dem Entoderm entsteht außer dem epithelialen Anteil der Leber und der Bauchspeicheldrüse im wesentlichen der dünne Epithelfilm, der das Darmrohr auskleidet. Fast alle übrigen Organe und Organteile des Körpers stammen von Derivaten des Mesoderms: Muskulatur, Bindegewebe, Skelet, Gefäßsystem, Urogenitalsystem. Würden wir den Körper mit einem Haus vergleichen, so entspräche das Ektoderm dem Anstrich auf der Außenseite und den elektrischen Leitungen, Telefonleitungen usw., das Entoderm dem Fußbodenlack, den Tapeten und vielleicht dem Küchenherd. Alles übrige, das Rahmenwerk, die

Leitungsröhre, die Verkleidung, selbst der Fußboden, das sonstige Holzwerk und der Verputz, alles würde von Derivaten des Mesoderms geliefert.

Die *Chorda dorsalis* wird bisweilen als selbständige Struktur beschrieben, die von den Keimblättern unabhängig ist. Dies beruht u. a. darauf, daß das Mesoderm, als dessen Derivat wir sie bisher dargestellt haben, kein dem Ektoderm oder Entoderm gleichwertiges, scharf definiertes „Keimblatt“ ist. Der Begriff Mesoderm hat bei den verschiedenen Wirbeltierklassen nicht völlig den gleichen Inhalt, das Mesoderm entsteht bei ihnen auf etwas verschiedene Weise und zu verschiedenem Zeitpunkt (siehe dazu auch den Abschnitt: Keimblätter, S. 147).

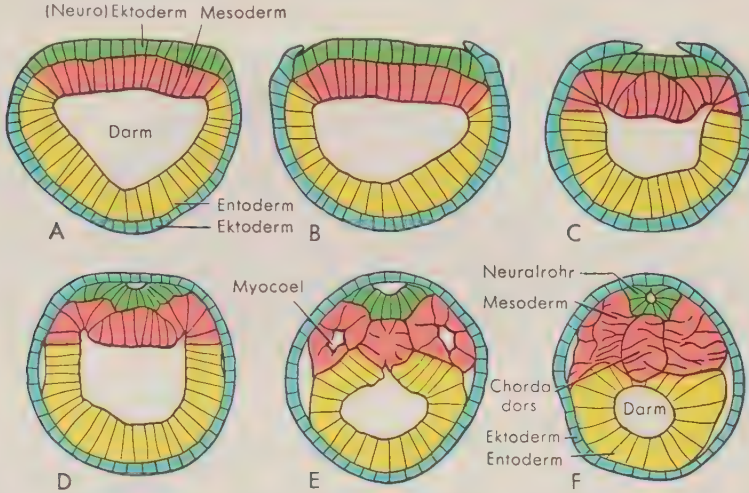


Abb. 78. Bildung der Mesodermtaschen und des Neuralrohres bei *Branchiostoma*. Querschnitte durch verschiedene Entwicklungsstadien. (Die Schnitte E und F sind schematisiert, da die Somiten beider Seiten nicht in der gleichen Ebene liegen, sondern miteinander alternieren.) (Nach CERFONTAINE)

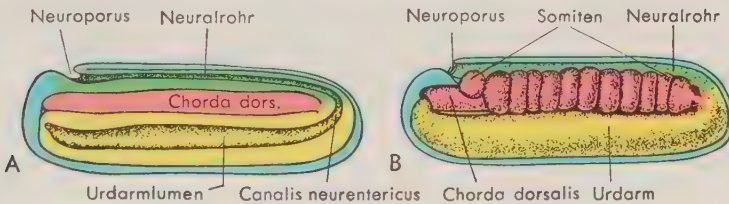


Abb. 79. *Branchiostoma*, Neuralstadium. Das Neuralrohr ist geschlossen, die Differenzierung des Mesoderms ist im Gange. A Sagittalschnitt; B Seitenansicht, das epidermale Ektoderm ist durch einen Medianschnitt abgelöst; Neuralrohr, Chorda, Somiten und Urdarmwand in situ. (Nach CERFONTAINE und CONKLIN)

Das Chorda-Mesoderm läßt sich schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium von dem seitlich anschließenden Mesoderm als ein aus Zellen aufgebautes Längsband (beim Amphibienkeim als Chordaplatte) am Urdarmdach abgrenzen. Das Längsband rundet sich schnell ab, und die Chorda gewinnt sehr bald ihre typische Form als zylindrische Zellsäule (Abb. 75 C, D, S. 133; 78 C–F; 79; 82, S. 139). Bei höheren Wirbeltieren ist die Chorda im adulten Stadium rückgebildet oder völlig verlorengegangen. Sie spielt jedoch in jedem Falle während einer langen Periode der Embryonal-

entwicklung als embryonales Achsenskelet und vor allem als Induktor für das aus dem überlagernden Gewebe entstehende Neuralrohr eine entscheidende Rolle.

Abgesehen von der Chorda bildet das Mesoderm bei *Branchiostoma*, wie bereits früher erwähnt, eine paarige Reihe von Somiten, von denen jeder eine Coelomhöhle enthält (Abb. 78; 79). Bei den echten Vertebraten jedoch verläuft diese Entwicklung in ganz anderer Weise. Hier kommt es weder zunächst zu einer Segmentierung des Mesoderms noch anfänglich zur Bildung einer Coelomhöhle. Das Mesoderm schiebt sich auf jeder Seite als solide Zellschicht vorwärts. Bei Formen mit mesolecithalen Eiern wächst das Mesoderm jederseits als Halbzylinder aus und folgt der gerundeten seitlichen Körperfläche abwärts, dann einwärts bis zur Medianlinie auf der Bauchseite

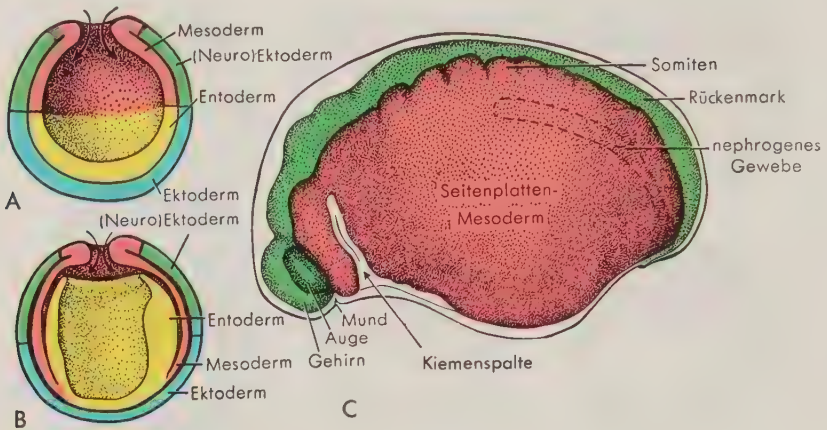


Abb. 80. Mesodermentwicklung beim Amphib. A Horizontalschnitt durch eine Urodelengastrula (im Niveau des Blastoporus). Blick auf die Innenfläche der dorsalen Hälfte. Das präsumptive Mesodermmaterial wurde über die dorsale Blastoporuslippe eingerollt und breitet sich zunächst am Urdarmdach, später auch an der seitlichen Wand des Archenterons aus. Das Bild ähnelt der in Abb. 69 C oder D, S. 127, für *Branchiostoma* gegebenen Darstellung; B älteres Stadium; das Mesodermmaterial bildet nicht wie bei *Branchiostoma* (Abb. 78) Mesodermtaschen, die sich vom Entoderm abgliedern, sondern schiebt sich bei den Urodelen von vornherein zwischen Ektoderm und Entoderm ventralwärts und nach vorn; C älterer Amphibienembryo nach Schluß des Neuralrohres, Ansicht von lateral, die Epidermis ist entfernt. Das Mesoderm bildet auf jeder Körperseite eine langgestreckte, zusammenhängende Platte. Der dorsale Abschnitt beginnt sich in die Somiten zu gliedern. Der Teil des Mesoderms, der später das nephrogene Gewebe liefert (Somitenstiel), ist durch eine gestrichelte Linie abgegrenzt. Die Seitenplatte wird im vorderen Körperabschnitt durch die Ausbildung der Kiemenspalten unterbrochen. (A und B nach HAMBURGER; C nach ADELMAN)

(Abb. 71, S. 130; 80 A, B; 82). Bei Formen mit makrolecithalen Eiern und bei den Säugetieren breitet sich das Mesoderm lateralwärts in der abgeflachten Keimscheibe aus (Abb. 75 A, B, S. 133) und setzt sich bei den Amnioten in das extraembryonale Mesoderm der Embryonalhüllen fort. Die ventrale Körperseite bildet sich bei den dotterreichen Formen erst in einem späten Stadium aus und ermöglicht dann die Vereinigung der Mesodermsschichten der beiden Seiten.

Bei allen Wirbeltieren kommt es aber sehr bald zu einer Gliederung des Mesoderms (von dorsal- nach lateral- bzw. ventralwärts) in drei Abschnitte, die sich durch die gesamte Länge des Rumpfes erstrecken. Dem Neuralrohr und der Chorda benachbart liegen verdickte Mesodermmassen, die *Stamplplatten*, die auf jeder Seite eine Reihe *Somiten* bilden (Abb. 75 C, D, S. 133; 80 C; 85 C, D; S. 142; 86 C, S. 143), vergleichbar den Somiten von *Branchiostoma*. Sie sind die ersten Hinweise einer echten Segmentie-

rung im Wirbeltierkörper, und es scheint, daß – abgesehen von der unabhängig entstandenen serialen Anordnung der Kiemen – die segmentale Gliederung anderer Wirbeltierorgane unter dem Einfluß der segmentierten Somiten erfolgt.

In diesen Somiten lassen sich sehr bald bestimmte Differenzierungsvorgänge nachweisen (Abb. 81). Im ventromedialen Bereich der Somiten kommt es zu einer deutlichen Zellproliferation. Es entsteht eine Zone aus lockerem, embryonalem Bindegewebe, dem Mesenchym. Dieses breitet sich um das Neuralrohr und die Chorda dorsalis aus und bildet den größten Teil der Strukturen des Achsenskelets.

Abb. 81. Halbseitiger Schnitt durch die dorsale Leibeswand eines Säugerembryos. Gliederung des Somiten in Myotom, Dermatome und Sclerotom. Die Pfeile zeigen die Richtung an, in der das Mesenchym des Sclerotoms auswandert, das Wirbel und Rippe bildet. Die kleine Chorda dorsalis (im Bild halbseitig und nicht beschriftet) liegt dorsal der Aorta; ventral der Aorta ist ein Teil des epithelialen Darmrohrs dargestellt. (Aus AREY)

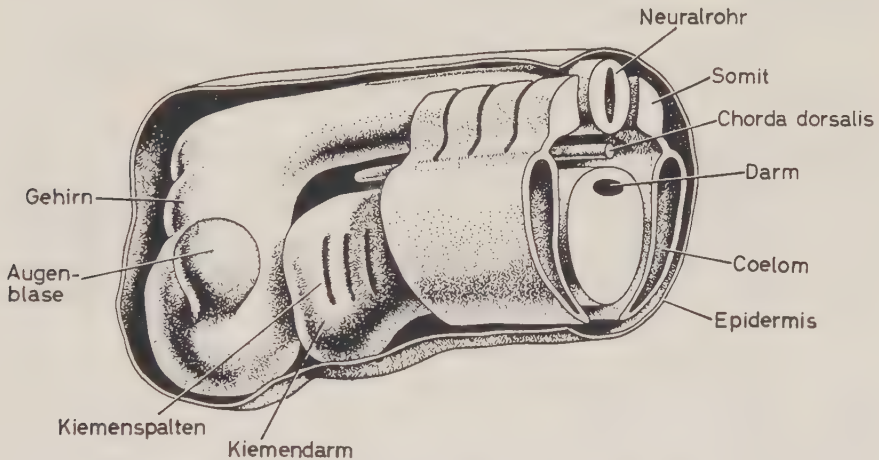
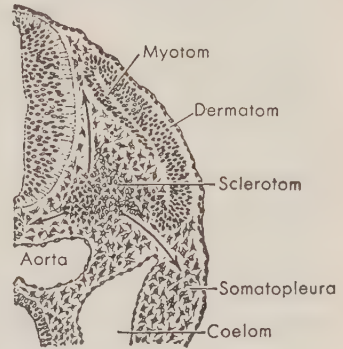


Abb. 82. Schematische Rekonstruktion des vorderen Körperabschnitts eines (Holoblastier-) Embryos. Mesodermderivate und Zentralnervensystem sind angelegt, gewöhnlich jedoch noch nicht ausdifferenziert. (Nach WADDINGTON, Principles of Embryology)

Wir bezeichnen deshalb diesen Teil eines jeden Somiten als **Sclerotom**. Die äußere Wand des Somiten wird gleichfalls aufgelöst. Ihre Zellen beteiligen sich an der Bildung des Bindegewebes der Haut, und wir nennen diesen Abschnitt der Somiten **Dermatome**. Aus dem übrigbleibenden Teil des Somiten, dem **Myotom**, differenziert sich die somatische Muskulatur.

Aus einem kleinen Mesodermbezirk zwischen Stamplatte und Seitenplatte, dem intermediären Mesoderm, geht die erste Anlage der Harnorgane hervor: **Nephrotome** (Abb. 75 D, S.133; 80 C; 288, S.361). Von den Nephrotomen wachsen in den

entsprechenden Segmentbereichen die Kanälchen der Vor- bzw. Urniere aus, aus dem Zellmaterial des nephrogenen Gewebes entsteht der primäre Harnleiter, und aus dem Bereich der Nephrotome der unteren Lumbalsegmente stammt das metanephrogene Gewebe für die Bildung der Nachniere.

Je nach dem Entwicklungsmodus schließt sich ventralwärts oder nach lateral an das Nephrotom (Mesomer, Somitenstiel) eine große Mesodermsschicht an, die *Seitenplatte* (Abb. 80 C). Sie ist nicht segmentiert, ausgenommen bei den Cyclostomen. Zunächst bildet sie eine solide Gewebsplatte, später spaltet sie sich und umfaßt mit ihrem äußeren Blatt, *Somatopleura*, und ihrem inneren Blatt, *Splanchnopleura*, die Coelomhöhle, die im adulten Zustand den größten Teil der Eingeweide umschließt (Abb. 75 C, D, S. 133).

Einen beträchtlichen Anteil am Aufbau des jungen Embryonalkörpers hat das embryonale Bindegewebe, das *Mesenchym*, das für einen langen Abschnitt der Embryonalentwicklung den Raum zwischen den epithelialen Strukturen ausfüllt. Es besteht aus einem Netzwerk sternförmiger Zellen und einer Interzellularflüssigkeit. Ein großer Teil des Mesenchyms geht aus den Somiten hervor, aber auch die Seitenplatten bilden Mesenchym. Beide Embryonalanlagen sind Mesodermderivate, und man hat deshalb das Mesenchym vielfach als ein spezifisches Produkt des mittleren Keimblattes angesehen. Jedoch können auch das Ektoderm (Neuralleiste) und das Entoderm Mesenchym liefern. Die Bildung von Mesenchym ist also weder auf eine bestimmte Körperregion noch auf ein bestimmtes Keimblatt beschränkt.

Das Mesenchym ist ein höchst wandlungsfähiges Gewebe. Aus ihm gehen nicht nur das Bindegewebe des Erwachsenen, sondern auch die verschiedenen Formen der Stützgewebe hervor; es kann Muskulatur und Epithel bilden.

Körperform und Embryonalhüllen

Nachdem der Embryo das Neurulastadium erreicht hat, sind die Vorbedingungen für die Entwicklung der wichtigsten Organsysteme gegeben. Ihre spezielle Genese soll in den späteren Kapiteln behandelt werden. Aus diesem Grunde brauchen wir hier nicht auf irgendwelche Einzelheiten der weiteren Embryonalentwicklung einzugehen. Wir wollen lediglich kurz die allmähliche Ausbildung der definitiven Körperform sowie Bau und Funktion der Embryonalhüllen betrachten, die für die Entwicklung von Formen mit dotterreichen Eiern von großer Bedeutung sind.

Branchiostoma und Amphibien

Im Neurulastadium besitzt der Keim von *Branchiostoma* die Form eines ziemlich kurzen Zylinders. In der folgenden Entwicklungsphase wächst der Embryonalkörper in die Länge, besonders durch das Aussprossen der Schwanzknospe, in die sich Neuralrohr, Chorda dorsalis und Somiten fortsetzen, während sich am Vorderende des Keimes eine Mundöffnung und ein kompliziert gebauter Kiemenapparat entwickeln.

Bei Formen mit mesolecithalen Eiern gleicht die Neurula ebenfalls einem abgestumpften Ellipsoid, auf dessen Dorsalseite die Entwicklung des Nervensystems rasch voranschreitet, während sich ventral die mit Dottermaterial beladene „Bauch“-region vorwölbt. Mit dem Wachstum des Gehirns geht eine entsprechende Entwicklung des Kopfes einher. Am Hinterende bildet sich, ähnlich wie bei *Branchiostoma*, die Schwanzregion aus, und es dauert nicht lange, bis eine Körperform erreicht wird, an der sich die von der adulten bzw. vollentwickelten larvalen Form bekannten Abschnitte erkennen lassen (Abb. 83).

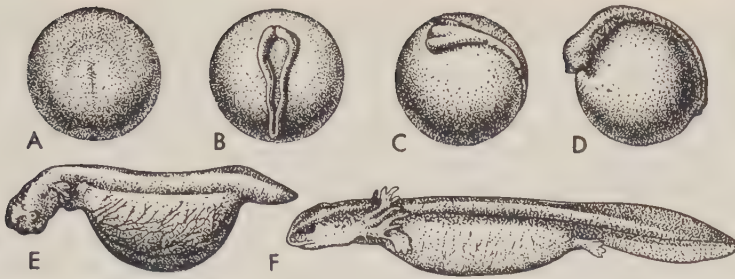


Abb. 83. Entwicklung der äußeren Körperform bei dem Schwanzlurch *Necturus* (Furchenmolch). A Ältere Gastrula (Ansicht von dorsal, späteres Kopfeinde in der Abb. oben); B junge Neurula, Bildung der Neuralwülste; C ältere Neurula, von links; das Neuralrohr ist geschlossen, das Gehirn beginnt, sich von der dotterreichen Bauchregion abzuheben; D Kopf und dorsale Rumpfregeion lassen sich gegen die dotterreiche Bauchregion abgrenzen; nach caudal beginnt die Schwanzknospe auszuwachsen; E und F Larvalstadien; mit der zunehmenden Resorption des Dotters in der ventralen Darmwand nimmt die Larve immer mehr die spätere Körperform an; in E sind äußere Kiemen und Augen ausgebildet, in F hat die Entwicklung der Extremitäten begonnen. (Nach KEIBEL)

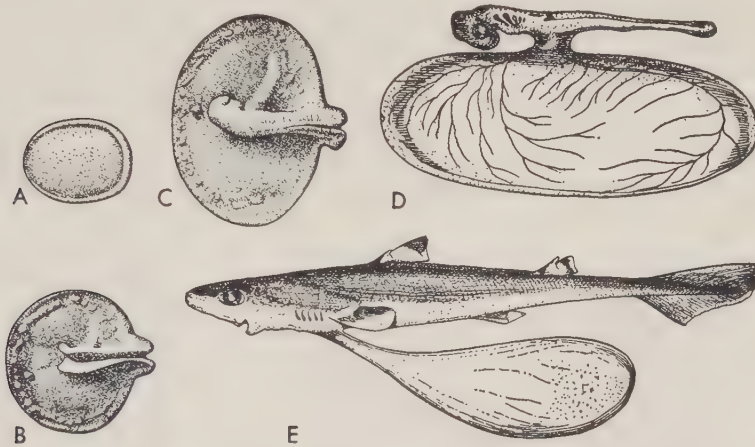


Abb. 84. Entwicklung der äußeren Körperform bei einem Hai. A–D Dorsalansicht der Keimscheibe, aus der sich der Embryo entwickelt. Der unterlagernde Dotter ist in den Abb. nicht dargestellt. A Keimscheibe während der Gastrulation; die präsumptiven Entodermzellen werden am verdickten Hinterrand und den (seitlichen) Randwülsten eingerollt (vgl. Abb. 72 B, S. 131); B die Keimscheibe vergrößert sich, und an der Oberfläche entwickeln sich die Neuralwülste; C die Neuralwülste haben sich – ausgenommen in dem noch auswachsenden hinteren Körperbereich – zum Neuralrohr geschlossen; der Embryonalkörper beginnt, sich vom Dottersack abzuheben, Kopfregion und Somiten werden sichtbar; D der Dottersack ist vollständig ausgebildet und mit dem Embryonalkörper durch den Dottersackstiel verbunden. Augen und Kiemenspalten sind sichtbar; E die spätere Körperform ist nahezu vollkommen ausgeprägt, lediglich ein kleiner Dottersack wurde zurückbehalten. (Nach ZIEGLER, DEAN)

Elasmobranchier

Bei den Selachiern (Abb. 84) ist die Neurula kaum mehr als eine der Dottermasse aufliegende, kuchenförmige Platte, deren Mittellinie durch das sich bildende Neuralrohr markiert wird. Mit der Entwicklung des Gehirns hebt sich das vordere Körper-

ende ebenso wie das hintere Ende mit der Ausbildung der Schwanzregion von der Keimscheibe ab. Auf der Ventralseite beginnt sich der Embryonalkörper gegen die Dottermasse abzurunden, mit der er schließlich nur durch den Dottersackstiel in Verbindung steht, der eine Aussackung des Darmrohres, den Dottergang, enthält. In der Zwischenzeit hat sich das Entoderm (überdeckt von den dünnen Schichten des Ektoderms und des Mesoderms) immer weiter über die Dotterfläche vorgeschoben. Schließlich wird der Dotter in den vom Entoderm gebildeten *Dottersack* eingeschlossen. Der Dotter wird allmählich abgebaut und resorbiert, so daß der Sack zunehmend kleiner wird und schließlich verschwindet. Im übrigen sei hier kurz angemerkt, daß der Dottersack vieler Teleosteer dem der Elasmobranchier ähnlich sieht, ohne es wirklich zu sein.

Reptilien und Vögel

Die Reptilien- oder die Vogeleier werden an Land abgelegt. Infolgedessen benötigen diese Amnioten zusätzliche Einrichtungen, die eine Embryonalentwicklung mit Luft – statt Wasser – als umgebendem Medium ermöglichen und den Keim vor dem Austrocknen bewahren. Die Eizelle der Sauropsiden wird von einer Schale umhüllt, und außerdem entwickelt sich eine Reihe von Membranen, die dem Embryo ebenfalls Schutz gewähren und seine Stoffwechseltätigkeit unterstützen (Abb. 76 A, B, S. 134). Ähnlich wie bei den Selachiern entsteht ein Dottersack. Bevor jedoch seine Entwicklung abgeschlossen ist, treten weitere Membranen auf, die von Ektoderm oder Entoderm unter Beteiligung des mesodermalen Gewebes gebildet werden. An beiden Seiten des Embryonalkörpers, vor dem Kopf und hinter dem Schwanzgebiet, wachsen Ektodermfalten empor, die miteinander verwachsen und einen geschlossenen, flüssigkeitsgefüllten Raum, das *Amnion*, abgrenzen. In ihm kann sich der Embryo wie in einer Miniaturausgabe eines ancestralen Sees entwickeln. Der äußere Wandabschnitt

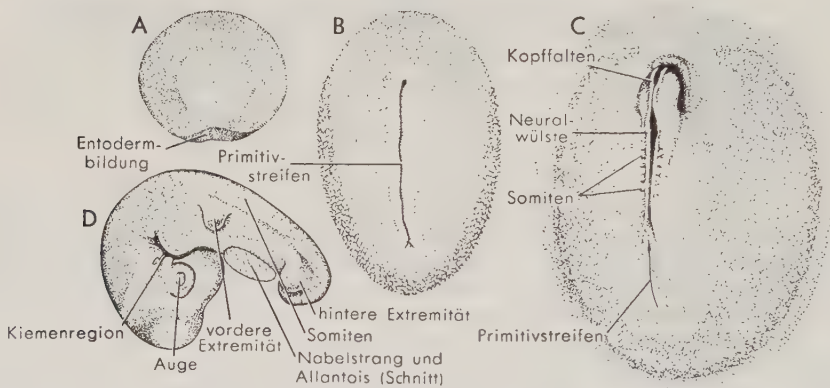


Abb. 85. Einige Entwicklungsstadien der Amnioten, wie wir sie bei den Sauropsiden (Reptilien und Vögeln) beobachten. A Kleine Keimscheibe, der Oberfläche des Dotters aufliegend; B Bildung des Primitivstreifens; die Keimscheibe hat sich in die Länge gestreckt (vgl. Abb. 70 I, S. 128; 73 B, S. 132; 74, S. 133; 75, S. 133); C der Embryonalkörper hat sich vergrößert und bedeckt ein größeres Areal der Dotteroberfläche; der Kopfabschnitt beginnt sich vom Dotter abzuheben. Neuralwülste und Somiten entwickeln sich; der Primitivstreifen ist nunmehr zwar relativ klein, am hinteren Körperende jedoch noch in Funktion; D Seitenansicht eines wesentlich älteren Stadiums, vergleichbar Abb. 76 B, S. 134. Der Embryo steht mit dem Dottersack nur noch durch den Dottergang im Nabelstrang (in der Abb. durchschnitten) in Verbindung; viele Bauteile in Kopf- und Rumpfbereich sind bereits ausgebildet, die Extremitätenknospen sichtbar. (B und C nach HUETTNER)

der Amnionfalten wird zum *Chorion*, das als Schutzhülle den ganzen Embryo und seine Anhangsorgane einhüllt. Etwas später wird eine dritte Embryonalhülle vom Entoderm gebildet. Sie entsteht als Ausstülpung des Enddarms, dehnt sich schnell aus und formt einen großen Sack, die *Allantois*. Ihr Hohlraum dient zunächst als embryonaler Harnsack. Viel wichtiger jedoch ist ihre Aufgabe als Respirationsorgan. Die Allantois breitet sich über die ganze Chorionhöhle aus und verklebt mit der Innenfläche des Chorions. Beide Membranen wirken wie eine Lungenoberfläche und ermöglichen den Gasaustausch mit der Außenluft durch die poröse Schale. Die Wandung der Allantois ist aus diesem Grunde reich vaskularisiert. Sobald die Embryonalhüllen gebildet sind, nimmt der Embryo seine typische Form an und wächst in die sich vergrößernde Amnionhöhle hinein (Abb. 76 B, S. 134; 85 C, D).

Mammalia

Wir haben bereits erwähnt, daß bei den typischen Säugetieren das Keimmateriale frühzeitig in eine äußere Zellschicht, den Trophoblasten, und eine innere Zellmasse, den Embryoblasten, gesondert wird, aus dem der Embryo hervorgeht (Abb. 76 C, D, S. 134; 86; 87). Etwas später entstehen dorsal und ventral von der Embryonalanlage zwei epithelausgekleidete Hohlräume, Amnionhöhle und Dottersack. Der Trophoblast wird zum Chorion. Bei den Säugetieren entwickelt sich also gleichermaßen wie bei Reptilien und Vögeln ein Dottersack, obwohl kein Dotter vorhanden ist. Ebenso wächst als letzte der für die Amnioten typischen Eihüllen die Allantois etwas später vom hinteren Ende des Darmrohres aus und lagert sich dem Chorion an. Mit dem weiteren Wachstum des Embryos und der Ausdehnung der ihn umhüllenden Amnionhöhle werden Dottersackstiel und Allantoisstiel (Haftstiel) immer mehr einander genähert und schließlich zum *Nabelstrang* vereinigt.

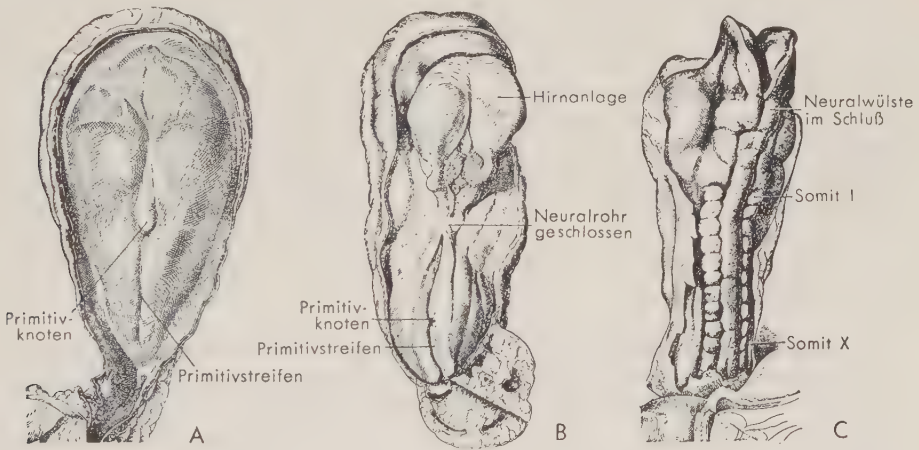


Abb. 86. Junge menschliche Embryonen verschiedener Entwicklungsstadien als Beispiel für die Embryonalentwicklung der Säugetiere. Ansicht von dorsal, Embryonalhüllen entfernt. A 18 Tage alter menschlicher Embryo, Primitivstreifenstadium, vergleichbar dem in Abb. 85 B dargestellten Sauropsidenembryo; B etwas älteres Stadium; im hinteren Abschnitt des Embryonalkörpers ist der Primitivstreifen noch in Funktion, davor beginnen sich die Neuralwülste zum Neuralrohr zu schließen; dieses Entwicklungsstadium ist dem in Abb. 84 C dargestellten Haiembryo vergleichbar und noch nicht ganz soweit entwickelt wird der Vogelembryo in Abb. 85 C; C etwa 23 Tage alter menschlicher Embryo (10 Somiten); das Neuralrohr ist nahezu vollkommen geschlossen, die Entwicklung der Somiten weit vorangeschritten. (Nach HEUSER, WEST, CORNER)

Der wesentliche Unterschied zwischen einem placentalen Säuger und (fast) allen Amniotenverwandten besteht in der Entwicklung einer Placenta. Sie wirkt als Ernährungs-, Atmungs- und Ausscheidungsorgan und macht den Dottervorrat des Vogel- und Reptilieneies unnötig. Wie bei jenen Gruppen vereinigt sich auch beim Säugetier die Außenfläche der Allantois mit dem Chorion, und der Allantoisstiel ist reich vaskularisiert. Durch diese Gefäße wird jedoch nicht nur der Sauerstoff, sondern das

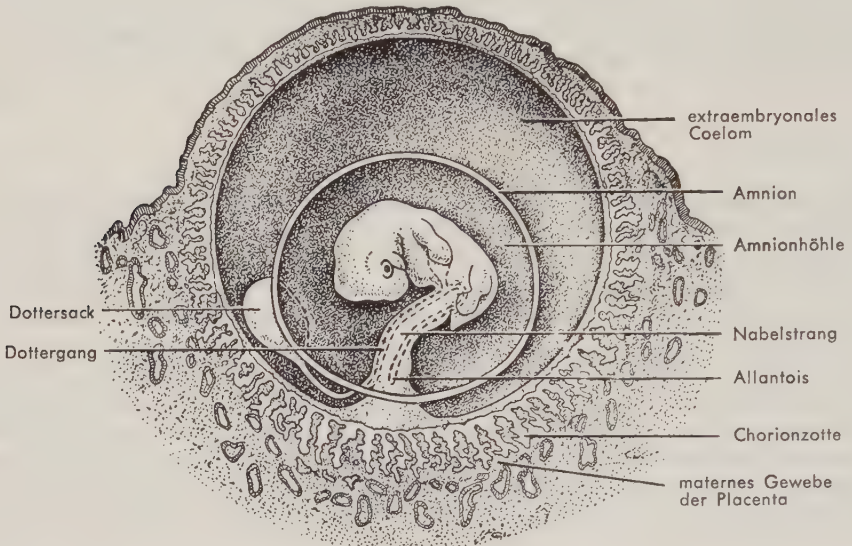


Abb. 87. Primatenembryo in den Eihäuten. In diesem Stadium ist die typische embryonale Körperform bereits ausgeprägt, der Embryo jedoch noch sehr klein.

gesamte Nährmaterial für den Embryo transportiert. Die Oberfläche des Chorions tritt gewöhnlich durch fingerförmige Fortsätze (*Zotten*) in engen Kontakt mit den Geweben der Uteruswand. Es wird ein mehr oder minder kompliziert gestaltetes Stoffwechselorgan, die *Placenta*, aufgebaut, in der ein Stoffaustausch zwischen Mutter und Keim stattfindet (ohne daß materne und fetale Gefäße miteinander in Verbindung treten).

Larvalentwicklung

Bei Wirbeltieren mit großen, dotterreichen Eiern führt die Entwicklung schnell zur Ausbildung adulter Strukturen; das Junge ist bei der Geburt eine durchaus lebenskräftige, verkleinerte Ausgabe der erwachsenen Form, das bald fähig ist, die Lebensweise seiner Eltern anzunehmen. Bei vielen wasserlebenden niederen Wirbeltieren, bei denen der Dottervorrat begrenzt ist – den Neunaugen, vielen Knochenfischen, den Amphibien –, ist dies allerdings nicht der Fall. Das Junge ist nach dem Schlüpfen einer Reihe von Gefahren ausgesetzt, die sich aus seiner geringen Größe ergeben, und vielfach noch nicht in der Lage, sich auf die gleiche Weise zu ernähren wie die adulten Formen. Infolgedessen wird hier oft ein *Larvalstadium* in den Lebensablauf eingefügt. Während dieser Zeit kann das junge Tier ein von der Lebensform des adulten völlig abweichendes Dasein führen und besitzt oft spezielle morphologische Anpassungen, die es zu diesem Leben befähigen. Die Kaulquappen der Frösche sowie Ammocoetes, die Larvenform der Neunaugen, sind hierfür bekannte Beispiele. Nach einer bestimm-

ten Wachstums- und Entwicklungsphase setzt die *Metamorphose* ein: Die larvalen Merkmale und Kennzeichen gehen verloren, und an ihre Stelle treten das Erscheinungsbild und die inneren Bauteile des adulten Tieres.

Regeneration

Wir haben bisher stillschweigend angenommen, daß die einmal gebildeten Organe und Organteile dauernd erhalten bleiben. Dies ist jedoch selbst unter normalen Bedingungen keineswegs allgemein der Fall. Haare, Federn, Epidermiszellen, Blutzellen usw. gehen normalerweise verloren oder werden abgebaut und ersetzt, so daß bestimmte Entwicklungsvorgänge und Bildungsprozesse während des ganzen Lebens andauern. Auch wenn es durch Unfall oder Krankheit zu einer Zerstörung von Organbezirken kommt, können bei jedem Wirbeltier Potenzen wirksam werden, die in gewissem Rahmen einen Ersatz ermöglichen. Selbst bei den Säugetieren, bei denen die Regenerationsfähigkeit verhältnismäßig gering ist, können z. B. große Gebiete der Haut erneuert oder zerstörtes Lebergewebe bis zu einem gewissen Grad ersetzt werden. Auf der anderen Seite zeigen die Urodelen eine außergewöhnlich große Regenerationsfähigkeit, und selbst eine vollständige Gliedmaße kann mit all ihren Einzelmerkmalen von einem Amputationsstumpf wieder auswachsen.

Mechanik der Entwicklungsvorgänge

In den vorhergehenden Abschnitten dieses Kapitels haben wir die wichtigsten Entwicklungsschritte beschrieben, die in der Ontogenese eines Wirbeltieres einander folgen. Wir haben aber wenig über die Ursachen gesagt, die diese Prozesse auslösen. Die Antwort auf das „Warum“ ist für den Embryologen von heute von ganz besonderem Interesse. Die Entwicklung des Individuums vom scheinbar einfach gebauten Ei zu dem komplex gestalteten adulten Zustand ist ein so alltägliches Wunder, daß wir es als eine Selbstverständlichkeit betrachten. Wird jedoch der gewöhnlich wohlgeordnete Prozeß irgendwie gestört, so sind wir leicht über die entstehende Unregelmäßigkeit oder Mißbildung verwirrt oder betroffen. Viel eher sollten wir uns jedoch wundern, daß der Entwicklungsvorgang normalerweise so folgerichtig abläuft. Die Mechanismen der Entwicklung sind in sehr vieler Hinsicht noch ein Geheimnis. Neue Techniken und Betrachtungsweisen machen es allerdings zunehmend möglich, die Rolle der Gene bei der Differenzierung der vielen und vielfältigen Zelltypen während der Embryonalentwicklung zu erkennen. Ebenso trägt das Studium der Zellbewegung und -wanderung sowie der Verhaltensweisen der Zellen zu einem besseren Verständnis der Entstehung der tierischen Gewebe und Organe bei. Die Ergebnisse derartiger Untersuchungen sind in den modernen Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte dargestellt. In unserer Betrachtung, die der Anatomie der Wirbeltiere gewidmet ist, lassen sich hierzu nur einige wenige und punktuelle Hinweise geben.

Der Ablauf der Entwicklung wird sicher durch das jeweilige Milieu beeinflusst, hauptsächlich jedoch durch innere Faktoren bestimmt. Für die Festlegung des Entwicklungsmusters sind die in den Chromosomen lokalisierten Gene von entscheidender Bedeutung. Eine besondere Rolle kommt hierbei den mütterlichen Genen zu, da die mit dem Spermium eingebrachten väterlichen Gene erst in einem relativ späten Stadium wirksam zu werden scheinen. Das Ei ist in gewisser Hinsicht bereits vor dem Spermieintritt „organisiert“. Es ist bereit, sich auf ein bestimmtes Ziel hin fortzuentwickeln, wenn es durch das eindringende Spermium dazu angeregt wird.

Sobald die Furchung beginnt und voranschreitet, werden regionale Unterschiede

sichtbar. Bei einigen Evertebratengruppen ist die Organisation des Eies schon zu einem sehr frühen Furchungsstadium, ja sogar schon vor Beginn der Furchung, so fixiert, daß jede Furchungszelle nur einen bestimmten und keinen anderen Teil des adulten Organismus bilden kann. Bei den Vertebraten ist in einer solch frühen Phase das Entwicklungsmuster noch nicht so starr festgelegt. Nichtsdestoweniger verliert jede embryonale Zelle oder jeder Zellbezirk früher oder später die ursprünglich weitgespannten Fähigkeiten und wird zunehmend auf einen mehr oder weniger schmalen Bereich der Möglichkeiten eingeengt. Man kann im Blastulastadium Zellbezirke kennzeichnen, die unter normalen Entwicklungsbedingungen ein bestimmtes Keimblatt oder bestimmte Organe bilden (Abb. 70, S. 128). Doch sind zu diesem Zeitpunkt die Zellen in ihren Bildungsfähigkeiten noch nicht so stark beschränkt. Ihre *prospektive Potenz* ist größer als ihre *prospektive Bedeutung*. Wenn wir z. B. bei einer Urodelenblastula Zellmaterial aus dem künftigen Haut- bzw. Rückenmarksbereich austauschen, so entwickeln sich die Transplantate ortsgemäß. Gegen Ende der Gastrulation sind beide Areale jedoch unwiderruflich determiniert, ihr weiteres Schicksal ist festgelegt. Präsumptive Epidermis kann dann auch als Transplantat nur Epidermis bilden, und Material aus dem Neuralrohr wird auch im Epidermisbereich nur Neuralstrukturen hervorbringen. Wir können uns dieses Geschehen vielleicht dadurch am besten versinnbildlichen, wenn wir annehmen, die Zelle müsse eine Reihe sich immer wieder aufzweigender Fußwege entlangwandern. An jeder Gabelung muß sie sich für den einen oder anderen Weg entscheiden, wobei die in Zukunft erreichbaren Ziele immer mehr eingeengt werden.

Die fortschreitende Determination scheint durch eine Vielzahl von Einflüssen ausgelöst, „induziert“, zu werden. Zellen können durch ihre Lokalisation in einem „Feld“ beeinflusst werden, in dem spezifische Prozesse ablaufen. Determination und Organisation können jedoch auch durch Nachbarschaftsbeziehungen zu angrenzenden Keimbezirken, Geweben und Organen hervorgerufen werden. Derartige Induktoren bestimmen das Entwicklungsschicksal von Gruppen von Zellen, die zuvor viel umfassendere Potenzen besaßen. Bei den verschiedenen Formen mit mesolecithalen Eiern stellt in den frühen Entwicklungsstadien die dorsale Blastoporuslippe einen wichtigen „Organisator“ dar. Die Bildung des Neuralrohres wird zum Beispiel von dem unterlagernden Chorda-Mesoderm induziert, die Entwicklung der Linse des Auges hängt bei bestimmten Formen von der Ausbildung des Augenbläschens ab (s. Kapitel 15).

Die Ansprechbarkeit auf derartige chemische oder physikalische Einflüsse kann durch den Grad der histologischen Differenzierung oder der chemischen Spezialisierung eingeschränkt werden, den die betroffenen Zellen oder Gewebe bereits erreicht haben. Das Ergebnis der Induktionsprozesse äußert sich in einer weiteren histologischen Differenzierung der beeinflussten Zellen, in der regionalen Differenzierung bestimmter Gewebe oder in der Ausbildung definitiver Organstrukturen.

Ontogenese und Phylogenese

In der Anfangszeit der embryologischen Forschung wurde immer wieder beobachtet, daß sich Tiere, die im adulten Stadium sehr verschieden aussahen, im Embryonalzustand in ihrem inneren Bau und im Erscheinungsbild sehr ähnelten und daß die Embryonen „höherer“ Vertebraten oft ähnliche Verhältnisse aufwiesen, wie sie bei adulten Formen „niederer“ Wirbeltiere beobachtet wurden. Aus solchen Beobachtungen erwuchs die Vorstellung von einem „*biogenetischen Grundgesetz*“. Es besagt, daß die Individualentwicklung – *Ontogenese* – die Stammesentwicklung – *Phylogenese* – wiederholt. Ein Tier klettert gewissermaßen in seiner Entwicklung an seinem eigenen

Stammbaum empor, wobei die einander folgenden Embryonalstadien die adulten Zustandsbilder ancestraler Gruppen repräsentieren.

Der Hauptvertreter dieser extremen Fassung des „biogenetischen Grundgesetzes“ war Ernst HAECKEL, der damit nahezu alle Probleme der Evolution lösen wollte. Seine Vorstellungen gehen auf frühere Untersuchungen von Carl Ernst von BAER zurück, der jedoch nicht solche übertriebenen Folgerungen zog. Von BAER hob lediglich hervor, daß allgemeinere Baumerkmale während der Embryonalentwicklung vor spezifischeren Kennzeichen auftreten, daß das Erscheinungsbild eines Tieres sich während der Embryogenese zunehmend von dem verwandter Formen entfernt und daß die Frühstadien evoluerter Tiere den Frühstadien (aber nicht den Adultstadien) primitiver Formen ähneln.

Das „biogenetische Grundgesetz“ gab der Embryologie und der Homologieforschung für Jahrzehnte einen bedeutenden Auftrieb. Es ist jedoch nur eine halbe Wahrheit. Ein Säugetierembryo scheint in jungen Entwicklungsstadien in vieler Hinsicht fischähnlich, z.B. hinsichtlich der Ausbildung von Kiemenbogen und Schlundtaschen, die später rück- bzw. umgebildet werden oder verlorengehen. Doch besteht hierbei tatsächlich sehr wenig Ähnlichkeit mit einem adulten Fisch, denn die Schlundtaschen öffnen sich nicht nach außen und entwickeln keine Kiemenblättchen. Der Säugerembryo ähnelt nicht dem adulten Fisch, sondern dem Fischembryo. Entwicklung ist an sich ein ziemlich konservativer Prozeß; denn die Abkehr von alten, erprobten und bewährten Methoden führt gewöhnlich zu Mißerfolg und Tod. Infolgedessen wird die Entwicklung eines Tieres zunächst den Weg einschlagen, den bereits die Vorfahren verfolgten, und erst in der Endphase abweichen, um einen adulten Zustand zu erreichen, der von dem ursprünglichen Ziel völlig verschieden sein kann. Die Ontogenese wiederholt viele wichtige Stadien im Entwicklungsablauf ancestraler Formen. Sie wird vor allem jene Stadien wiederholen, die für die eigene Entwicklung des abgeleiteten Typus strukturell oder funktionell von Nutzen sind.

Wir dürfen jedoch nicht vergessen, daß Embryonen und Larven ebenso wie die adulten Formen an das Milieu angepaßt sein müssen, in dem sie leben, und daß deshalb beim wachsenden Embryo Organe und Strukturen ausgebildet werden, die bei keinem adulten Vorfahren je vorhanden waren. So schleppte zum Beispiel kein ancestraler Hai oder Amniote an der Ventralseite seines Körpers je einen Dottersack mit sich herum, wie ihn der Embryo besitzt, und es ist unwahrscheinlich, daß die federförmigen äußeren Kiemen einer Salamanderlarve als Norm bei einem adulten Fischvorfahren ausgebildet waren. Ferner können trotz des im allgemeinen konservativen Charakters des Entwicklungsgeschehens auch völlige Abänderungen in der zeitlichen Folge der Entwicklungsprozesse (*Heterochronien*) auftreten, die wahrscheinlich mit zwingenden Forderungen nach Anpassung verknüpft sind. Als Beispiel sei nur der Bildungsmodus der Embryonalhüllen bei den Säugetieren erwähnt. Die ancestrale Form ihrer Entwicklung ist sicherlich bei Reptilien und Vögeln vorhanden. Die Säugetiere erreichen das gleiche Ergebnis, und doch ist bei ihnen die Bildungsweise deutlich abgewandelt, weil sehr schnell eine Placenta für die Ernährung des Keimes aufgebaut werden muß. Aber selbst sie behalten altertümliche Baumerkmale bei. Der Dottersack ist für sie ohne Funktion, dennoch wird er ausgebildet und verschwindet wieder.

Die Keimblätter

Die Lehre von den Keimblättern war eine frühe und recht fruchtbare Konzeption der embryologischen Forschung. Beim jungen Embryo können Ektoderm und Entoderm als äußere und innere Körperwand unterschieden werden. Sie lassen sich mit den

beiden Wandschichten vergleichen, die bei den Coelenteraten den ganzen Körper aufbauen. Bald entwickelt sich (in einer für die einzelnen Eitypen unterschiedlichen Weise) eine dritte, zwischen Ektoderm und Entoderm gelegene Schicht, das Mesoderm, aus dem bei allen Metazoen oberhalb der Stufe der Coelenteraten der größte Teil der Körpermasse hervorgeht. Wir haben in diesem Kapitel an dem Keimblattbegriff festgehalten, wenngleich wir die frühe Sonderung von (epidermalem) Ektoderm und Neuroektoderm sowie eine gewisse Eigenständigkeit des Chorda-Mesoderms betonten und darauf hinwiesen, daß das Mesoderm nicht bei allen Vertebraten als einheitliche Anlage auftritt (S. 137). Bei ungestörter Entwicklung bestehen zwischen den Keimblättern und den Gewebskomponenten der Organe und Organsysteme regelhafte Beziehungen. Obwohl nicht übersehen wurde, daß gleiches Gewebe von verschiedenen Keimblättern gebildet werden kann, so versuchte man doch, den Keimblättern bestimmte gewebs- und organspezifische Bildungsaufgaben zuzuordnen. Nach einer derartigen Zusammenstellung der „Leistungen der Keimblätter“ bildet das

(epidermale) *Ektoderm*: die oberflächliche Schicht der Haut (die Epidermis) und die epitheliale Auskleidung des Anfangs- und des Endabschnittes des Verdauungstraktes (Mundhöhle, Kloakenregion); die Anhangsgebilde der Epidermis (Haare, Federn usw.).

Neuroektoderm: das Nervensystem, die Retina des Auges, Derivate der Neuralleiste.

Entoderm: die epitheliale Auskleidung des Darmes und den epithelialen Anteil der Darmdrüsen (Leber, Pancreas); einen großen Teil des Atemapparates der Kiemen bzw. der Lungen.

Diese Aufstellung verliert allerdings an Aussagewert, wenn wir daran denken, welch vielseitige Leistungen die Neuralleiste normalerweise vollbringt (s. S. 136) und in welcher komplizierter Weise sich die Derivate der Neuralleiste (also des Ektoderms) und des Mesoderms beim Aufbau des Kopfskelets ergänzen, oder daß die Mm. spinctor und dilatator pupillae vom Augenbecherrand und damit vom Ektoderm gebildet werden. So kann es nicht völlig befriedigen, wenn eine solche Übersicht dem „Mesoderm“ folgende Bildungsaufgaben zuschreibt: Bildung der Binde- und Stützgewebe, der Muskulatur, des Gefäßsystems, des größten Teils des Urogenitalsystems, der Wandung des Coeloms und der Chorda dorsalis.

Das Mesoderm entsteht, wie wir gesehen haben, bei den verschiedenen Eitypen in unterschiedlicher Weise. Nur bei den Meroblastiern ist es als geschlossene Schicht indifferenten Zellen vorhanden. Bei den dotterarmen Petromyzonten entwickeln sich z. B. Chorda, Stammplatten und Seitenplatten zeitlich und örtlich getrennt. Es fällt hier schwer, von Leistungen des Mesoderms zu sprechen, da dies als einheitliche Anlage nicht vorhanden ist. Noch deutlicher werden die Widersprüche, die sich für die Postulierung einer „Keimblattspezifität“ ergeben, wenn wir an die Ergebnisse der experimentellen Entwicklungsphysiologie denken. Noch nicht determiniertes Zellmaterial aus der präsumptiven Epidermis der jungen Amphibiengastrula kann z. B. als Transplantat Muskulatur oder Nierengewebe bilden. Es scheint daher angebracht, den Keimblattbegriff mehr als deskriptiven und topographischen Begriff zu verwenden, in den Keimblättern dagegen weniger primitivorgane mit spezifischen Bildungsaufgaben zu sehen. Dabei soll keineswegs übersehen werden, daß in der normalen Entwicklung für die embryonalen Zellen und Gewebe ein festgelegtes Muster ihrer Anordnung und Verteilung besteht, so daß es möglich wird, bestimmte Organe und Organabschnitte auf bestimmte Keimbezirke zurückzuführen.

6 Die Haut

Aufgaben der Haut

Als einer den ganzen Körper umschließenden Hülle kommt der Haut samt ihren Anhangsorganen eine Reihe verschiedenartiger und bedeutungsvoller Aufgaben zu. Die (mit einem Schuppen-, Feder- oder Haarkleid ausgestattete) Haut kann vor Verletzungen bewahren und gegen Angriffe räuberischer Feinde schützen. Sie bildet eine geschlossene Abwehrfront gegen den Eintritt von Mikroorganismen und wehrt schädigende physikalische und chemische Einflüsse ab. Darüber hinaus kann sie unter anderem eine wichtige Rolle bei der Regulation des Wasser- und Salzhaushaltes, bei der Aufnahme von Sauerstoff und bei der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten spielen. Als der Teil des Körpers, der in unmittelbarem Kontakt mit der Außenwelt steht, ist die Haut außerdem Sitz wichtiger Sinnesorgane.

Die Haut, *Cutis*, bildet keine strukturelle Einheit, sondern besteht aus zwei Anteilen: der *Epidermis* und der *Dermis*, die beide eng zusammenhängen, sich aber in ihrem Aufbau und ihrer Abkunft unterscheiden. Die (ektodermale) *Epidermis* liegt oberflächlich und besteht aus Epithelgewebe. Die tiefer gelegene *Dermis* stammt aus (mesodermalem) Mesenchym und stellt vornehmlich eine bindegewebige Faserstruktur dar. Die *Epidermis* ist dünn, die *Dermis* dick. Von der *Epidermis* wird eine Reihe verschiedenartiger Strukturen, wie Haare, Federn, Hautdrüsen, gebildet. Die *Dermis* ist verhältnismäßig einfach und gleichförmig aufgebaut.

Epidermis

Bei *Branchiostoma* und den Hemichordaten besteht die Oberhaut, *Epidermis*, aus einer einschichtigen Lage prismatischer Epithelzellen. Bei allen echten Wirbeltieren ist ein mehrschichtiges Epithel vorhanden. Bei Fischen und wasserlebenden Amphibien (Abb. 88) zeigt es, abgesehen von der Ausbildung von Hautdrüsen, dauernd eine einfache Struktur und besteht in seiner ganzen Dickenausdehnung aus „lebenden“ Zellen, die ein normales Protoplasma enthalten. In der *Epidermis* kann bei diesen Formen und bei höheren Vertebraten ein dunkles Pigment, das *Melanin*, vorhanden sein. (Es wird in den aus der Neuralleiste stammenden und in der *Dermis* gelegenen Melanophoren gebildet und an die Zellen der *Epidermis* abgegeben.) Die oberflächlichen Zellen der *Epidermis* enthalten eine gewisse Menge *Keratin* (einen wasserundurchlässigen Eiweißkörper, der besonders reichlich in der Hornscheide der Rinder, in den Nägeln und ähnlichen Strukturen vorhanden ist). Diese Zellen der äußersten Schicht gehen allmählich durch Abnutzung oder Verletzung verloren. Sie werden beständig von unten her ersetzt, stammen also letzten Endes aus der basalen Zellschicht der *Epidermis*, aus der fortgesetzt durch Zellteilung neue Zellen für die aufeinanderfolgenden Zellschichten hervorgehen. Eine oberflächliche Schädigung des Epithels ist leicht zu beheben. Wird jedoch durch eine ernstere Verletzung, wie etwa

eine schwere Verbrennung, ein großes Areal dieser basalen Matrix zerstört, so ist die Epithelialisierung der Wundfläche schwierig, wenn nicht unmöglich. Die feuchte Epidermis vieler niederer Wirbeltiere ist bis zu einem gewissen Grade durchlässig und stellt bei den meisten rezenten Amphibien ein überaus wichtiges Atmungsorgan dar, das durch die in den tiefen Schichten der Haut – sehr selten sogar in der Epidermis – gelegenen Blutgefäße vaskularisiert wird. Bei „winterschlafenden“ Amphibien erfolgt anscheinend die gesamte Atmung durch die Haut.

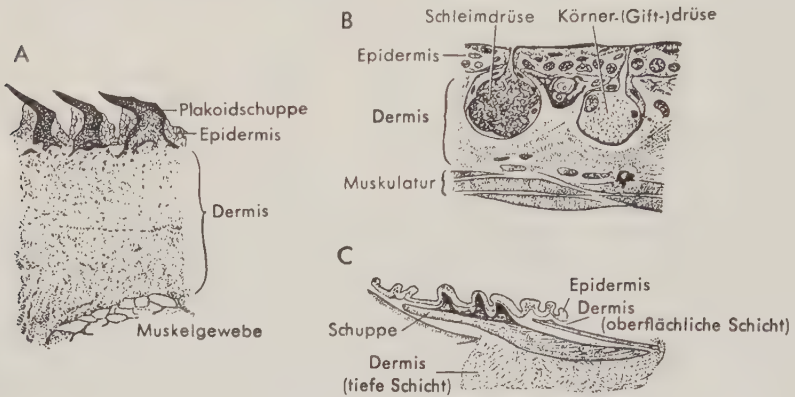


Abb. 88. Schnitt durch die Haut A eines Haies, B eines Salamanders, C eines Teleosteers. (Nach RABL)

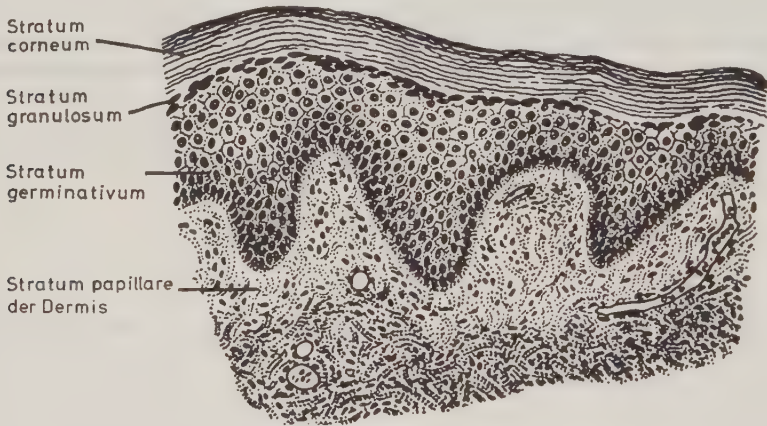


Abb. 89. Schnitt durch die Haut der Schulterregion des Menschen. Vergr. 170fach. Zu Stratum germinativum und Stratum corneum tritt bei den Säugern in vielen Gebieten der Epidermis ein Stratum granulosum (Körnerschicht); zwischen Hornschicht und Körnerschicht ist in einigen Hautbezirken ein transparentes Stratum lucidum ausgebildet. (Nach MAXIMOW und BLOOM)

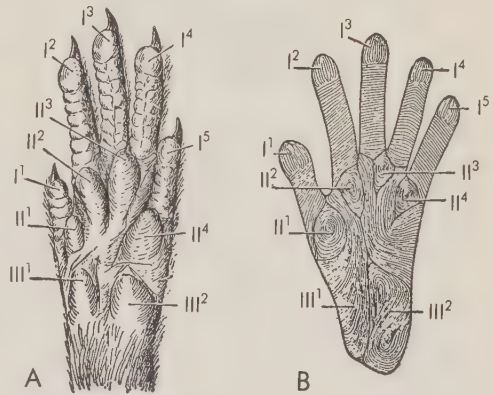
Bei den Formen, die wie bestimmte Amphibien und die Amnioten eine terrestrische Lebensweise angenommen haben, zeigt die Struktur der Epidermis eine bedeutsame Veränderung (Abb. 89). Ihnen droht die Gefahr der Austrocknung, und die Oberfläche der Haut ist deshalb trocken und wasserundurchlässig. Die basalen Zellagen werden auch weiterhin von „lebenden“ Zellen aufgebaut; gegen die Oberfläche zu werden sie jedoch zunehmend abgeplattet, sterben ab und verhornen. Die äußersten Zellagen werden abgestoßen. Dies kann durch die Abschilferung kleiner Stückchen

(meist in Form von Lamellen) geschehen – die Hornschüppchen der Kopfhaut geben hierfür ein gutes Beispiel –, oder die Hornschicht wird (wie bei manchen Reptilien und Amphibien) jahreszeitlich als Ganzes abgestreift. Der Übergang der tieferen Epidermisschichten in den verhornten Anteil kann allmählich erfolgen – so bei den landlebenden Amphibien, den Reptilien und den Vögeln. Bei den Säugetieren besteht jedoch ein scharfer Kontrast zwischen einer basalen Zone lebender Zellen, dem *Stratum germinativum*, und den abgeplatteten, toten Zellen der oberflächlichen Hornschicht, dem *Stratum corneum* (Abb. 89).

Differenzierungen des *Stratum corneum*

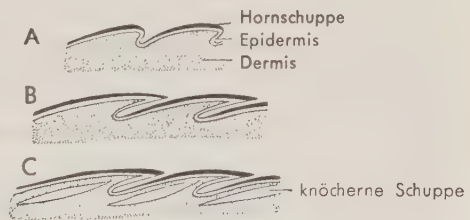
Bei allen höheren Vertebraten wird von der Hornschicht der Epidermis eine Vielfalt von Sonderstrukturen gebildet. Am einfachsten gebaut sind vielleicht Verdickungen oder Verstärkungen des *Stratum corneum*, wie z. B. an den „Warzen“ der Kröten oder an den *Sohlenballen*, die sich an Handfläche und Fußsohle vieler Landbewohner finden. Bei den Säugetieren (Abb. 90 A) treten solche Polster charakteristischerweise

Abb. 90. Palmarfläche der Hand A eines Insectivoren, B eines Affen (*Macaca*). Der Insektenfresser zeigt ein wahrscheinlich primitives Säugermuster mit dicken „Sohlen“-ballen jederseits am proximalen Ende der Palma (III¹, III²), „Sohlen“-ballen zwischen den Basen der Finger (II¹–II⁴) und Fingerballen an der Spitze jedes Fingers (I¹–I⁵). Bei den höheren Primaten sind die Sohlen- bzw. Fingerballen durch die Papillarleisten ersetzt. (Nach WHIPPLE)



an oder neben der Basis jedes Fingers bzw. jeder Zehe und als *Finger-* bzw. *Zehenballen* distal unter den Endphalangen auf, und ein zusätzliches Paar liegt im proximalen Abschnitt der Handfläche bzw. der Fußsohle. Bei den höheren Primaten sind Palma und Planta statt dessen mit *Papillarleisten* (Abb. 90 B) versehen, die bei arborikolen Formen zu einem festen Griff im Geäst mit beitragen. Beim Menschen ermöglicht die große Variationsbreite in der Anordnung der Schleifen und der Wirbel an den Fingerspitzen die sichere Identifizierung einer Person.

Abb. 91. Schnitte durch die Haut von Reptilien mit verschiedenartigem Schuppentyp. A Haut einer Eidechse mit einfachen epidermalen Hornschuppen, die sich geringgradig überdecken; B dachziegelartig sich überdeckende Hornschuppen der Schlangen; C Schuppentyp vieler Lacertilien; die Hornschuppen sind von kleinen Knochenschuppen unterlagert. (Nach BOAS)



Bei den Reptilien führt die Verdickung der Hornschicht zur Ausbildung von *Hornschuppen* (Abb. 91) oder *Hornschildern*. Die Hornschuppen überdecken sich bei Eidechsen und Schlangen im allgemeinen dachziegelartig. Bei den Schlangen sind sie

besonders entwickelt und helfen bei der Lokomotion mit. Bei Krokodilen und Schildkröten sind dagegen vornehmlich flache Hornplatten, Hornschilder, ausgebildet. Diese Hornstrukturen der Epidermis sind, das sei besonders betont, keineswegs mit den Hornschuppen der Fische homolog. Bei vielen Eidechsen werden allerdings die oberflächlichen Hornschuppen durch Knochenschuppen unterlagert, die in der Dermis entstehen. Bei den Krokodilen sind unter den Hornschildern des Rückens, bei manchen Arten auch unter den Bauchschildern, in der Lederhaut Knochenplatten eingelagert. Bei den Schildkröten bilden die Hornplatten eine oberflächliche Bedekung des Knochenpanzers.

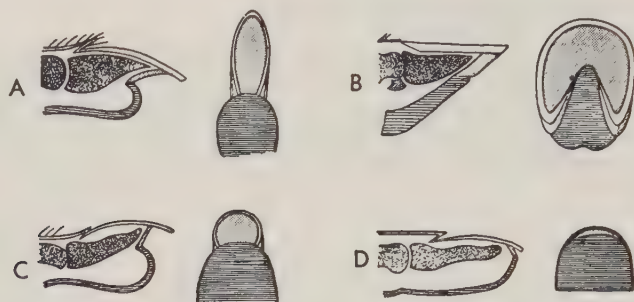


Abb. 92. Längsschnitte und Ventralansichten der Endphalangen einiger Säuger. Bau von Kralle, Huf und Nagel. A Kralle (z. B. der Carnivoren); B Huf eines Pferdes; C Nagel eines typischen Primaten; D Nagel des Menschen. Endphalangen: grob punktiert; Subunguis (Krallensohle): fein punktiert; Epidermis der Finger- bzw. Zehenballen: schraffiert; Krallenplatte und Epidermis der Dorsalfäche der Zehen: weiß. (Nach BOAS)

Bei Säugetieren und Vögeln sind die Hornschuppen zum größten Teil verschwunden. Bei den Vögeln bleiben sie jedoch an den Beinen (Laufbein und Fuß) erhalten, und bei den Säugetieren können sie an den Extremitäten und am Schwanz vorkommen (vor allem bei den Rodentien). Bei dem in den altweltlichen Tropen lebenden Schnabeltier haben sich sekundär große Hornschuppen entwickelt, die (mit Ausnahme der Bauchseite) den ganzen Körper bedecken (Abb. 55, S. 95).

Bei den Vögeln, bei denen die Zähne rückgebildet sind oder fehlen, verhornt die Haut über den Kiefernändern und formt den *Schnabel*. Entsprechende Hornscheiden besitzen auch die Schildkröten, einige ausgestorbene Reptilien und wenige Säugetiere, z. B. die Schnabeltiere.

Krallen, Nägel und Hufe sind epidermale Hornbildungen an den Endphalangen der Finger bzw. Zehen der Amnioten (Abb. 92). Sie wachsen beständig von einer Matrix aus nach, die unter diesen Strukturen oder an ihrer Basis liegt, so daß die Abnützung am distalen Ende ausgeglichen wird. Die Unterfläche dieser Hornbedeckungen wird von einem weicherem Material, dem *Subunguis* (Krallensohle, Sohlenhorn), gebildet. Die im Schnitt V-förmige und an ihrem Ende zugespitzte *Kralle* stellt die Grundform dar. Von ihr leitet sich der *Nagel* ab, der vor allem verbreitert und dessen Subunguis wenig entwickelt ist. Die *Hufe* sind eine charakteristische Bildung der unguulaten Säugetiere, die zu Zehenspitzenhängern geworden sind.

Hörner und hornähnliche Gebilde sind besonders unter den unguulaten Mammaliern weit verbreitet (Abb. 93). Ein echtes *Horn* besitzen die Boviden (zu denen Rinder, Schafe, Ziegen und Antilopen gehören). Im Innern des Hornes liegt ein Knochenzapfen, der sogenannte Hornzapfen (*Os cornu*), der mit dem (im allgemeinen) vom *Os frontale* gebildeten Hornstiel nahtlos verschmilzt. Der Hornzapfen wird von der epidermalen, hohlen Hornscheide umhüllt. Wir bezeichnen deshalb diese Hornform

als Hohlhorn und fassen ihre Träger als Cavicornia zusammen. Weder Knochenzapfen noch Hornscheide werden jemals gewechselt.

Völlig anders gestaltet ist dagegen das *Geweih* der Hirsche. Im „fertigen“ Zustand besteht es ausschließlich aus Knochen. Nur solange das Geweih auswächst, wird es von einer weichen, gefäßreichen, behaarten Haut bedeckt. Sie trocknet aus (daher der Name „Bast“) und wird „gefeigt“. Eine eigentliche Hornschicht fehlt. Im Gegensatz zu den Hörnern der Cavicornia ist das Geweih der Hirsche (mit dem Alter zunehmend) verzweigt und wird jährlich abgeworfen. Bei den meisten Cerviden trägt nur

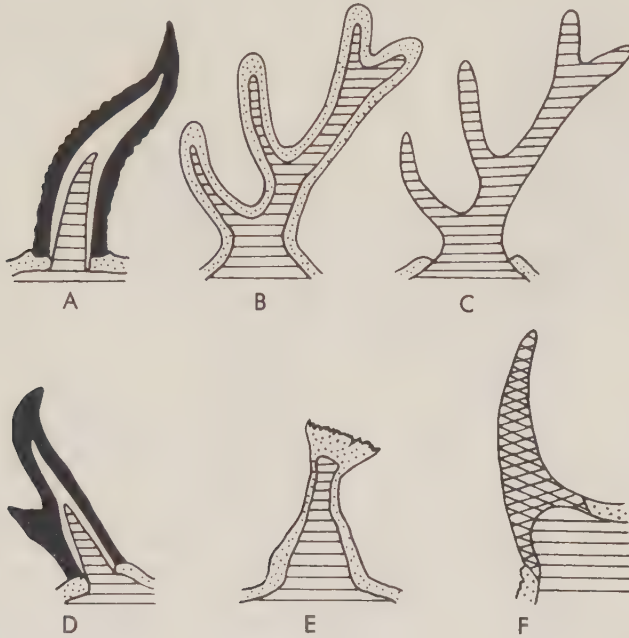


Abb. 93. Schematische Schnitte durch Hörner und hornähnliche Gebilde (Vorderende links). A Echtes Horn, z. B. Kuh oder Schaf; B Hirschgeweih im „Bast“, einer Hautschicht über dem auswachsenden Knochenzapfen. Sie stirbt ab und wird „gefeigt“, sobald das Geweih ausgewachsen ist; C „fertiges“ Geweih, der „Bast“ ist entfernt; D Horn eines Gabelbocks; E einer Giraffe; F Horn eines Nashorns (nur Keratin, kein Knochenzapfen). Schädelknochen und Knochenzapfen: parallel schraffiert; Haut: punktiert; Horn(scheide): schwarz; Hornsubstanz des Nashorns: kreuzschraffiert.

das männliche Tier ein Geweih. Bei Moschustier und Wasserreh sind Männchen und Weibchen geweihlos, während beim Ren beide Geschlechter ein Geweih besitzen.

Unter den Säugetieren finden wir noch eine Reihe weiterer „Horn“-formen. Als Beispiele seien hier erwähnt: das einfache Horn der Giraffe, das nicht abgeworfen wird und dessen Knochenkern von einer nur wenig verhornten, behaarten Haut überzogen wird; das Horn des amerikanischen Gabelbockes, das zum Typ der Hohlhörner zu rechnen, jedoch verzweigt ist und dessen Hornscheide, nicht aber der einfache Knochenzapfen, abgeworfen wird; schließlich das Horn des Rhinoceros, das durch die Vereinigung haarähnlicher Hornfäden entsteht, gegen die hohe Dermispapillen vordringen. Vergleichbare Hornbildungen treten auch – wenngleich weniger häufig – bei Reptilien und selbst bei Vögeln auf.

Federn

Der Besitz von Federn ist das kennzeichnende Merkmal der Vögel. Sie haben sich, wie wir annehmen, aus den Reptilienschuppen entwickelt und sind primär epidermalen Ursprungs. Im Haushalt der Vögel kommen den Federn zwei wichtige Aufgaben zu. Einmal sind sie als Hülle des Körpers ein wirksames Isolationsmittel, das bei der Temperaturregulation mithilft, und zum anderen wird der Vogelflug durch die Entwicklung großer Federn möglich, die Flügelflächen und Schwanz„ruder“ bilden.

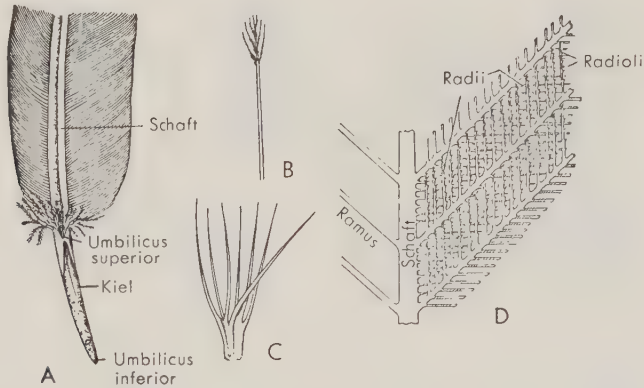


Abb. 94. Federn. A Proximaler Teil einer Konturfeder; B Fadenfeder; C Dunenfeder; D schematisierte Darstellung eines Teiles der Federfahne einer Konturfeder. Die Radien sind durch Radioli miteinander verhakt. (Nach GADOW, BÜTSCHLI)

Wir können drei Federtypen unterscheiden: Dunenfeder, Fadenfeder und Konturfeder (Abb. 94). Die *Konturfedern*, Pennae, sind die größten und am besten bekannten (wenn auch am kompliziertesten gestalteten) Federn und sollen zuerst beschrieben werden. Die Konturfedern, die wir in Deckfedern, Schwungfedern und Steuerfedern gliedern können, bestimmen die äußere Kontur des Federkleides. Die fertig ausgebildete Konturfeder besteht vollständig aus stark verhornten epidermalen Zellen. Ihr axialer Teil wird als *Federkiel* (Scapus) bezeichnet und im basalen Abschnitt von der *Spule* (Calamus) gebildet. Sie stellt einen Hohlzylinder dar, der die *Federseele* einschließt, den mehr oder weniger ausgedehnten, vertrockneten Rest der bindegewebigen Federpapille, die während der Entwicklung der Feder den Hohlraum der Spule ausfüllte. An jedem Ende der Spule ist eine Öffnung vorhanden, *Umbilicus superior* und *inferior*. Die Spule liegt in einem *Follikel*, einer zylindrischen Grube, die in die Dermis hineinreicht und von der Epidermis ausgekleidet wird. Der äußere, freie und verbreiterte Teil der Feder besteht aus dem axialen *Schaft* (Rhachis) und der aus am Schaft ansetzenden Fortsätzen gebildeten *Federfahne* (Vexillum). Der Schaft stellt eine Fortsetzung der Spule dar und ist (im Gegensatz zur Spule) ein solides Gebilde. Jederseits gehen vom Schaft die *Rami* (Strahlen) ab. Bei den meisten Vögeln sind die Seitenzweige der Rami, die *Radii* (Seitenstrahlen), durch kleine Häkchen (*Radioli*) ineinander verhakt. Bei den flugunfähigen Straußenvögeln, die keine glatten Konturen notwendig haben, damit Flügel und Körper stromlinienförmig werden, sind die *Radioli* gering entwickelt, und die Konturfedern gleichen hier weitgehend den Dunenfedern.

Grundsätzlich ähnlich, wenn auch einfacher gebaut als die Konturfedern, sind die *Dunenfedern*, Plumae, die das ganze Federkleid der Jungvögel bilden und bei adulten

Tieren als Isolationsschicht den Konturfedern über den größten Teil des Körpers unterlagert sind. Die Dunenfedern besitzen, wie die Konturfedern, eine Spule. Den embryonalen und bei manchen Formen (Pelikanen) auch den bleibenden Dunenfedern fehlt dagegen der Schaft, und die zarten Strahlen entspringen am distalen Ende der Spule. Die *Fadenfedern*, *Filoplumae*, sind noch einfacher. Sie bestehen aus einem dünnen, haarähnlichen Schaft, der allerdings mit einem kleinen Radienbüschel endigen kann.

Die ersten Entwicklungsphasen der Federentwicklung (Abb. 95) lassen sich mit der Entwicklung der Reptilienschuppe vergleichen. Es entsteht eine konisch geformte Papille, deren epidermaler Überzug von Bindegewebe ausgefüllt wird. Von diesem Punkt ab nimmt jedoch die Entwicklung der Feder einen anderen Verlauf als die

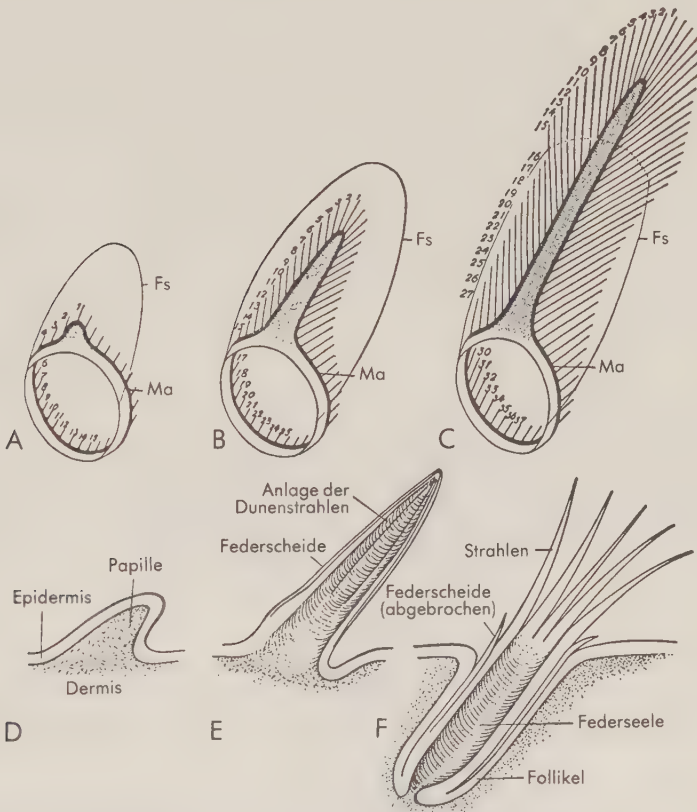


Abb. 95. Federentwicklung, D, E, F Drei Entwicklungsstadien einer Dunenfeder (schematisierte Schnittbilder). Die Entwicklung beginnt mit einer Bindegewebspapille. Später senkt sich die Federanlage in einen Follikel ein. Eine äußere Schicht des epidermalen Überzugs wird als Federscheide abgegliedert. Der übrige epitheliale Anteil der Federanlage formt proximal (= basal) um die bindegewebige Papille, der späteren Federseele, eine Röhre, die zur Federspule wird. Distal teilt er sich in eine Anzahl paralleler Leisten. Mit dem Aufbrechen der Federscheide werden diese Leisten frei und bilden die Rami (Strahlen) der Feder. A, B, C Entwicklung einer Ersatzkonturfeder. Der Entwicklungsablauf ist dem der Dunenfeder vergleichbar. Das Federwachstum beginnt an einem basalen, ektodermalen Ringwulst (Matrix Ma), von dem aus sich – wie bei der Dunenfeder – innerhalb der Federscheide (Fs) parallele Epithelleisten entwickeln. Eine besonders kräftige Längsleiste (punktiert) wird zum Federschaft; die parallelen Epidermisleisten verschieben sich nacheinander (wie die Ziffern angeben) auf den Schaft und werden zu Federstrahlen. (A bis C aus LILLIE und JUHN)

Entwicklung der Schuppe; denn die Federanlage senkt sich tief in die Dermis ein und bildet den Federfollikel, innerhalb dessen sich die weitere Entwicklung der Feder vollzieht. Bei der Bildung der Dunenfedern wird die in dem Follikel eingeschlossene Portion der konischen Federanlage zur Spule. Ihre epidermale Hülle bildet einen Hornzylinder. Das von ihm umschlossene Bindegewebe, die Federpapille, bleibt als nutritive Pulpa erhalten, bis die Feder heranreift. In dem distalen Abschnitt des Follikels spaltet sich eine äußere Epithellage, die Federscheide, von einer tieferen Schicht ab, die sich in eine Reihe von verdickten Längsleisten aufteilt. Wenn das Wachstum abgeschlossen ist, bricht die Federscheide auf, und aus den darunter gelegenen Epidermisleisten, die nunmehr frei geworden sind, entstehen die distalen Strahlen der Dunenfedern.

Komplizierter, aber grundsätzlich ähnlich verläuft die Entwicklung der Konturfeder. Wie bei der Dunenfeder entsteht aus der von Epidermis überkleideten Dermispapille eine konisch gestaltete Federanlage, deren proximaler Abschnitt als zukünftige Spule einfach bleibt, während sich die epidermale Hornschicht der distalen Portion in eine oberflächliche Hornhülle, die Federscheide, und eine tiefer gelegene Reihe von Längsleisten teilt, die von einer Matrix, dem ektodermalen Ringwulst, am Ende des Spulenabschnittes entspringen. Die gesamte Entwicklung der komplexen Struktur der Federfahne erfolgt innerhalb der Federscheide (Abb. 95 A–C). Eine besonders kräftige Längsleiste wächst als der künftige Schaft vom ektodermalen Ringwulst aus. Die anderen von der Matrix gebildeten Leisten wandern allmählich auf den Schaft und bilden die Rami. Die Seitenstrahlen (Radii) entstehen später durch Auswachsen von den Strahlen aus. Wenn die Feder innerhalb der Federscheide vollständig ausgebildet ist, reißt diese ein, und die Feder muß sich nur noch aufrollen, um ihren definitiven Zustand zu erreichen. Vielfach wächst aus dem distalen Ende der Spule, dem ektodermalen Ringwulst, gegenüber dem Hauptschaft noch ein Nebenschaft (Hyporhachis), dessen Fortsätze ebenfalls eine Federfahne bilden.

Der Ersatz der Federn erfolgt während des ganzen Lebens. Die Bildung der neuen Federn geht von einem basalen Segment der Papille aus, das am Grunde des Federfollikels als Matrix erhalten bleibt. Der Federwechsel kann sich allmählich und kontinuierlich vollziehen, erfolgt aber bei vielen Vögeln (vor allem) der gemäßigten und arktischen Zonen zu bestimmten Jahreszeiten: *Mauser*.

Haare

Die Haare sind zwar als eine aus verhornten Epidermiszellen geformte Isolations-schicht eine der Vogelfeder analoge Bildung der Säuger. Doch bestehen in anderer Hinsicht grundsätzliche Unterschiede. Abgesehen von einer basalen Papille ist das

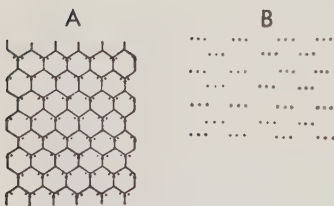


Abb. 96. Anordnung der Haare bei Säugtieren. Ein Vergleich der Abb. A und B spricht dafür, daß die Haare der Säugtiere aus zwischen den Schuppen gelegenen Strukturen hervorgegangen sind. Bei *Ptilocercus* (Fahnen-schwanz-Spitzhörnchen, A) stehen die Haare (durch Punkte dargestellt) zwischen den Schuppen der Schwanzhaut. Die Haut von *Leontocebus rosalia* (rotes Löwenöffchen, B) besitzt keine Schuppen; dennoch sind die Haare in einem gleichartigen Muster angeordnet. (Nach DE MEIJERE)

Bindegewebe nicht an der Bildung des Haares beteiligt. Im Gegensatz zu den Federn sind die Haare keine Modifikation der Reptilienschuppen. Sie sind ihnen nicht homolog, sondern stellen neue Strukturelemente der Haut dar. Es ist wahrscheinlich,

daß sie sich – möglicherweise als spezielle Sinnesorgane – entwickelten, bevor unsere Reptilienvorfahren ihre Schuppenbedeckung verloren hatten. Bei den Säugetieren, bei denen die Schuppen erhalten blieben, sind die Haare nach einem besonderen Muster zwischen den Schuppen angeordnet, das auch dann beibehalten werden kann, wenn die Schuppen (wie gewöhnlich) fehlen (Abb. 96).

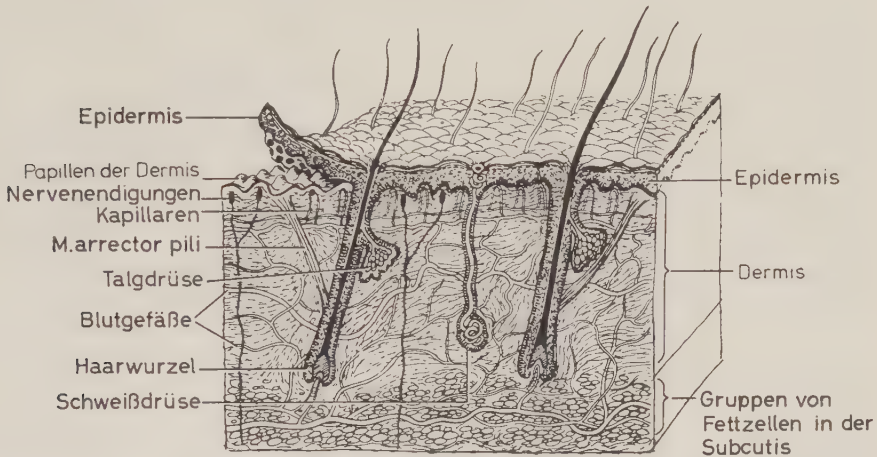


Abb. 97. Schnitt durch die Haut eines Säugetieres. Längsschnitt durch Haare, Haaranhangsgebilde und Drüsen.



Abb. 98. Drei Haarfollikel bei einem drei Monate alten menschlichen Embryo, verschiedene Entwicklungsphasen A, B, C. (Aus AREY)

Ein typisches Haar besteht aus dem über die Epidermis hinausragenden *Schaft* und der *Wurzel*, die in eine Grube der Dermis eingesenkt ist, den *Haarfollikel* (Haarbalg). Schaft und Wurzel werden (abgesehen vom basalen Ende) beide aus toten und stark verhornten Epidermiszellen aufgebaut. In der die Haarwurzel umschließenden Scheide lassen sich (wie in Abb. 97 dargestellt) gewöhnlich epidermale innere und

äußere *Wurzelscheide* und eine bindegewebige Follikelscheide voneinander abgrenzen. Das ausgehöhlte, zwiebel förmig verdickte, basale Ende der Haarwurzel, der *Bulbus*, umgreift eine bindegewebige Papille, die Blutgefäße und Bindegewebe enthält. Um den Bulbus liegt eine basale Schicht „lebender“ Zellen epidermalen Ursprungs, die *Haarmatrix*, von der die Zellen aussprossen, die Haarwurzel und Schaft bilden. In den Haarfollikel können Talgdrüsen (s. S. 159) einmünden und das Haar mit ihrem öligen Sekret einfetten. An jedem Haarfollikel inseriert ein kleiner glatter Muskel, durch dessen Kontraktion das Haar aufgerichtet werden kann (durch den Zug dieser Muskeln an der Haut entsteht die „Gänsehaut“).

In der Embryonalentwicklung des Haares (Abb. 98) fehlt – im Gegensatz zur Federentwicklung – die über die Hautoberfläche vorragende, bindegewebsgefüllte Papille; statt dessen wächst hier ein solider Zapfen aus epidermalen Zellen in die Tiefe. An der Basis dieser Zellsäule entstehen die Haarmatrix und die von ihr umschlossene bindegewebige Haarpapille. Distal wird der Zellzapfen ausgehöhlt und bildet den Haarschaft. Ebenso wenig wie die Feder ist das Haar eine Dauerstruktur. Die meisten Haare fallen aus und werden während des ganzen Lebens ersetzt. Der Haarwechsel vollzieht sich entweder als allmählicher Vorgang oder in jahreszeitlichen Rhythmen. Im Bereich der Haarzwiebel treten Resorptionserscheinungen auf. Das Haar löst sich von der Papille ab, und die Bildung eines neuen Haares geht von einer neuen Matrix um die Haarpapille aus.

Fast alle Haare enthalten (zumindest etwas) Pigment. Meist handelt es sich hierbei um Melanin, das – von den Melanophoren der Dermis abgegeben – in unterschiedlicher Konzentration verschiedene Schattierungen von Braun und Schwarz hervorruft. Ein verwandtes Pigment ist für die rötlichen Farbtöne verantwortlich. Luftbläschen im Haar können die Intensität der Färbung mindern und – wenn sie reichlich vorhanden sind – in Verbindung mit einer Reduktion des Pigmentgehaltes zum Ergrauen oder Weißwerden der Haare führen.

Das Haar der Säugetiere ist in vielfacher Hinsicht außerordentlich verschieden: in der Dicke, Länge, Dichte, in der Verteilung über die einzelnen Körperbezirke, in der Anordnung der Haarzüge, der Streichrichtung der Haare in den verschiedenen Regionen usw. Im Querschnitt runde Haare sind meist gerade und können, wenn sie besonders kräftig entwickelt sind, zu Tasthaaren (Schnurrhaare der Katze) oder zu schützenden Borsten oder Stacheln werden. Im Schnitt ovale Haare sind eher gekrümmt und wellig und können ein lockiges oder wolliges Haarkleid bilden.

Hautdrüsen

Ein- oder mehrzellige Drüsen treten in der Epidermis jeder Wirbeltierklasse auf. Bei Fischen und Amphibien sind schleimbereitende Zellen allgemein vorhanden und weit verbreitet. Bei Amphibien erscheinen sie in Form alveolärer *Schleimdrüsen*. In verhältnismäßig seltenen Fällen sind *Giftdrüsen*, gewöhnlich zusammen mit Stachelbildungen, bei Fischen nachweisbar. Bei vielen Amphibien treten Drüsen auf, die Gifte unterschiedlicher Toxizität produzieren. Sie werden als *Körnerdrüsen* bezeichnet, da das Plasma der sezernierenden Zellen eine deutliche Granulierung erkennen läßt.

Eine Sonderbildung stellen die Leuchtorgane, *Photophoren*, der Tiefseefische dar (Abb. 99), die Feinde abschrecken, Nahrung anlocken und das gegenseitige Erkennen in der Paarungszeit ermöglichen. Diese Organe scheinen modifizierte Schleimdrüsen darzustellen. Sie können durch akzessorische Organe vervollkommen werden, zu denen ein pigmentierter Reflektor und eine Linse gehören, so daß sie in ihrem Aufbau einem Autoscheinwerfer ähneln. Die Erzeugung des Lichtes erfolgt durch phosphoreszierende (Leucht-) Bakterien oder komplizierte Oxydationsprozesse in den sezernierenden Zellen.

In der harten, trockenen Haut der Reptilien sind die Drüsen gering entwickelt. Das gleiche gilt auch für die Vögel, abgesehen von der *Bürzeldrüse*, *Glandula uropygii*, an der Schwanzwurzel, die ein fettiges Sekret liefert. Bei den Säugetieren treten dagegen neue Drüsentypen auf. Die holokrinen *Talgdrüsen* stehen meist mit den Haarbälgen in Verbindung (Abb. 97), können aber auch in Gebieten auftreten, wo Haare fehlen. Unter dem Begriff „Schweiß“drüsen (Abb. 97) werden verschiedene Drüsenformen zusammengefaßt, die ein wäßriges Sekret liefern, das Salze, Harnstoff, sonstige

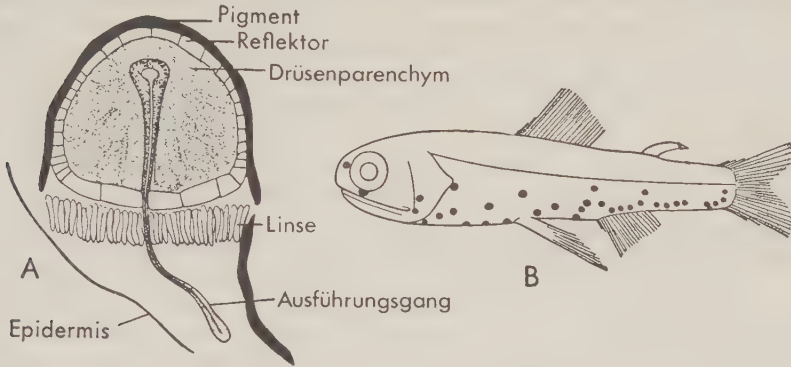


Abb. 99. Schnitt durch das Leuchtorgan eines Teleosteers (*Cyclothone*). Der von der Epidermis in das Organ führende Gang ist nur zu einem Teil getroffen; B Leuchtorgane bei einem kleinen Teleosteer (*Myctophum*). Die Organe sind als schwarze Punkte angegeben. (Nach BRAUER)

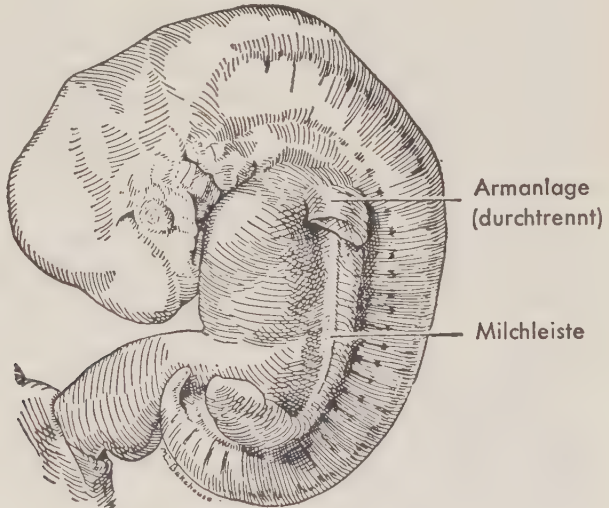


Abb. 100. Milchleiste eines Säugerembryos (*Homo*). (Aus AREY)

Abbauprodukte, Duftstoffe und andere Substanzen enthalten kann. Durch die Verdunstung ihres Sekrets auf der Haut helfen sie in wirksamer Weise bei der Temperaturregulation mit. Nur die *echten Schweißdrüsen* (ekkrine oder *e-Drüsen*) sondern Schweiß ab. Sie kommen ausschließlich bei Primaten vor. Die vielfältigen Formen der anderen „Schweiß“drüsen werden gemeinhin als *apokrine (a-)Drüsen* zusammengefaßt. Das Sekret der typischen apokrinen Drüsen enthält spezifische Duftstoffe. Abgeänderte apokrine Drüsen können ein schleimiges Sekret produzieren oder in ihrem Bau den Eiweißdrüsen ähneln.

Ein weiterer Drüsentyp der Mammalia – dem die Klasse sogar ihren Namen verdankt – sind die milchbereitenden Mammarorgane, die *Milchdrüsen*. Sie werden als modifizierte apokrine Drüsen angesehen und sind bei den weiblichen Tieren aller Säugergruppen entwickelt. Bei den Monotremen bestehen die beiden Drüsenkörper jeweils aus einer Reihe getrennt mündender Drüsenschläuche, die ihr Sekret in eine Vertiefung an der Bauchoberfläche abgeben. Bei den anderen Gruppen sind die Drüsenmündungen in den *Mamillen* (Brustwarzen) zusammengefaßt. Die Embryonalentwicklung der Milchdrüsen beginnt gewöhnlich mit einem Paar längsverlaufender Anschwellungen, den *Milchleisten* (Abb. 100), die jeweils an der ventrolateralen Rumpfwand liegen. Durch eine unterschiedliche Zahl von Mesenchymverdickungen entsteht eine Reihe von Erhabenheiten. Die Zahl der Mamillen steht im allgemeinen in Beziehung zur Zahl der Jungen, die üblicherweise geboren werden. Ist diese Zahl gering, so liegen die Brustwarzen entweder im Bauchbereich (wie bei den Ungulaten) oder in der Brustregion (wie bei den höheren Primaten). Bei Formen, bei denen (wie bei den Schweinen und vielen Carnivoren) die Würfe meist groß sind, bilden sich zwei Zitzenreihen. Eine laktierende Milchdrüse besteht aus Gruppen tubuloalveolärer Einzeldrüsen, die ihre Ausführungsgänge unmittelbar an die Oberfläche entsenden oder – wie z. B. beim Rind – das Sekret zunächst in einem erweiterten Ausführungsgang, dem Strichkanal, sammeln. (Im angloamerikanischen Schrifttum gebraucht man den Ausdruck „nipple“, wenn mehrere Ausführungsgänge direkt an die Oberfläche münden, die Bezeichnung „teat“, wenn das Sekret über einen Strichkanal abgegeben wird. Im deutschen Sprachgebrauch ist eine entsprechende Unterscheidung bei den Begriffen „Brustwarze“ und „Zitze“ nicht allgemein üblich.)

Dermis

Die Lederhaut, *Dermis* (Corium), ist zwar dicker, aber viel weniger vielgestaltig als die Epidermis (Abb. 97, S. 157). Sie besteht bei den meisten Formen aus einer dichten Bindegewebslage, die bei entsprechender Behandlung zu Leder verarbeitet werden kann. Die tiefere Schicht der Dermis zeigt im allgemeinen eine lockere Textur und ist außerdem ein wichtiger Ort für die Entwicklung von Fettgewebe (*Panniculus adiposus* der Säugetiere). Fett ist ein ausgezeichnetes Isolationsmaterial. Bei den Walen ersetzt die dicke Unterhautfettschicht, der „Blubber“, in dieser Hinsicht das fehlende Haarkleid. An der Unterfläche der Haut kann – speziell bei den Säugetieren – quergestreifte Muskulatur ansetzen, die von der darunter gelegenen Körpermuskulatur abstammt (*Panniculus carnosus*). In der Dermis – selten in der Epidermis – gelegene Nervenfasern übernehmen die sensible Versorgung der Haut; einige enden frei, andere – dies gilt vor allem für die Säuger – treten zu besonderen nervösen Endapparaten. Die Dermis ist mit Blutgefäßen, vor allem ausgedehnten Kapillarnetzen, und mit Lymphgefäßen reich versorgt. Bei Formen mit feuchter Haut erlaubt die reiche Vaskularisation die Abgabe von Stoffen an die Umgebung, und bei vielen Amphibien und einigen Knochenfischen wirkt die Haut als wichtiges oder gar als einziges Atmungsorgan.

Die dicke Bindegewebslage der Dermis bildet einen wesentlichen Schutz gegen äußere Schädigungen. Bei den Knochenfischen wird diese Schicht großenteils durch eine kräftigere Schutzeinrichtung ersetzt, durch Knochenschuppen oder -platten. Sie sind Teile des Hautskelets und werden als solche im folgenden Kapitel beschrieben. Mit Ausnahme des Schädels und der Schulterregion ist der Hautknochenpanzer bei den meisten Landwirbeltieren stark rückgebildet oder völlig verlorengegangen (Schildkröten und Gürteltiere bilden eine eindrucksvolle Ausnahme). Ebenso fehlen Hautknochen bei den Cyclostomata, und bei den Haien treten sie nur in Form kleiner, in der Haut eingebetteter Dentikel (= Plakoidschuppen) auf.

Auf den ersten Blick möchte man annehmen, daß die gewöhnliche bindegewebige Faserstruktur der Dermis der heutigen Wirbeltiere primitiv sei und die Ausbildung von Hautknochen sekundär erfolgte. Wie wir gesehen haben, läßt jedoch die Geschichte der Wirbeltierevolution annehmen, daß das Umgekehrte der Fall ist. Die ältesten bekannten Vertebraten waren gepanzert, und es ist höchst wahrscheinlich, daß das Fehlen von Hautverknöcherungen bei rezenten kieferlosen Formen und bei den Haien durch eine Rückbildung des altertümlichen Knochenpanzers hervorgerufen wurde.

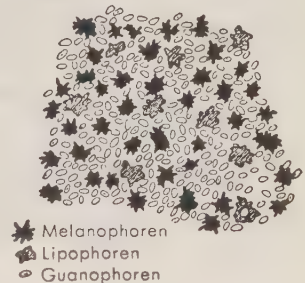
Temperaturregulation

Eine geregelte Lebenstätigkeit des Wirbeltierorganismus ist nur in einem beschränkten Temperaturbereich möglich, der von der Nähe des Gefrierpunktes bis ungefähr 48 °C reicht. Bei niederen Vertebraten wird die Körpertemperatur weitgehend von der Umgebungstemperatur bestimmt (Poikilothermie), und die Regulationsmöglichkeiten sind gering (wenn auch manchmal recht wichtig). Bei den Säugetieren und den Vögeln jedoch wird die Körpertemperatur unter der Kontrolle eines neuralen „Thermostaten“, eines Temperaturzentrums im Hypothalamus, reguliert, so daß die innere Körpertemperatur wenig von einer Norm abweicht, die im allgemeinen um 38 °C liegt (Homoiothermie). Der größte Wärmeverlust erfolgt durch die Haut, die so für die Temperaturregulation von entscheidender Bedeutung ist. Das Bindegewebe der Dermis und ganz besonders das Fettgewebe der Subcutis sind, ebenso wie Haare und Federn, natürliche Isolationsmittel. Zusätzlich kann die Haut aktiv bei der Temperaturregulation mitwirken. Haare und Federn sind einstellbare Regulatoren, und die Verdunstung der Sekrete der „Schweiß“drüsen ruft eine Abkühlung hervor. Von ganz besonderer Bedeutung ist das Gefäßsystem der Haut, das vom autonomen Nervensystem kontrolliert wird. Durch die Erweiterung der Arteriolen und der Kapillaren wird in einer gut durchbluteten („geröteten“) Haut die Wärme schnell abgegeben, durch die Verengung der Arteriolen (in einer blassen Haut) wird die Wärmeabgabe herabgesetzt.

Chromatophoren

Die Hautfarbe der Wirbeltiere unterhalb der Stufe der Säugetiere und Vögel wird in großem Maße durch besondere farbstofftragende Zellen, die *Chromatophoren*, bedingt, die in der oberflächlichen Schicht der Dermis lokalisiert sind (Abb. 101). Im

Abb. 101. Stark vergrößerter Ausschnitt aus der Haut einer Flunder (betrachtet bei durchfallendem Licht). Drei Typen von Chromatophoren: pigmenthaltige Melanophoren und Lipophoren; kleine, Kristalle enthaltende Guanophoren (oder Iridozyten). (Nach NORMAN)



typischen Fall sind sie sternförmig und enthalten zahlreiche Granula. Zu den hauptsächlichsten Typen gehören: (1) die *Melanophoren* mit einem dunkelbraunen Pigment, (2) die *Lipophoren* mit roten oder gelben Pigmenten und (3) die *Guanophoren*, die kein Pigment, sondern kleine Kristalle enthalten, die durch die Reflektion des

Lichtes den Farbeffekt der Pigmente verändern können. Die unterschiedlichen Färbungen der Fische, Amphibien und Reptilien werden fast alle durch Chromatophoren dieser drei Typen hervorgerufen, die in wechselnder Zahl und verschiedener Anordnung vorhanden sind. In vielen Fällen kommen auffällige Farbänderungen vor – das Chamäleon ist hierfür sprichwörtlich geworden, und die Flundern sind ebenfalls bemerkenswert in der Verschiedenheit ihrer Färbung und der Farbmuster, die sie annehmen können. Zum Teil ist der Farbwechsel von Lageverschiebungen der Chromatophoren der drei genannten Typen abhängig, in der Hauptsache jedoch wird er durch Änderungen in der Verteilung der Pigmentgranula in den einzelnen Zellen hervorgerufen. Wenn die Granula gleichmäßig in der Zelle verteilt sind, ist die Wirkung am größten. Wenn sie zu einem Haufen zusammengezogen sind, ist der Farbeffekt gering.

Obwohl die Chromatophoren in der Dermis liegen, stammen sie – wie uns die Entwicklungsgeschichte lehrt – in vielen Fällen, vielleicht sogar in allen – nicht vom Mesoderm ab, sondern sind Derivate der Neuralleiste, von der sie in die Peripherie auswandern.

7 Binde- und Stützgewebe · Skelet

Der Formenmannigfaltigkeit der Binde- und Stützgewebe steht eine entsprechende Vielfalt der ihnen obliegenden Funktionen gegenüber. In diesem Kapitel interessieren uns vor allem das lockere Bindegewebe, das die verschiedenen Gewebskomponenten der Organe, die Organe selbst und die Organsysteme gliedert und verbindet, und die geformten Stützgewebe. In dieser Gruppe fassen wir neben dem Sehnengewebe die eigentlichen Skeletsubstanzen: Chordagewebe, Knorpel- und Knochengewebe zusammen. Sie haben die Aufgabe, dem ohne Stützgewebe amorphen und weichen Körper – besonders bei den nicht aquatilen Formen – Halt und Festigkeit zu verleihen, ihn zu schützen und zu stützen.

Bindegewebe

Selbst bei den niedersten Evertebraten, wie bei den Coelenteraten, deren Körper lediglich aus einer Ektoderm- und einer Entodermis besteht, liegt im allgemeinen zwischen den beiden Körperwandschichten eine intermediäre Zone aus einer

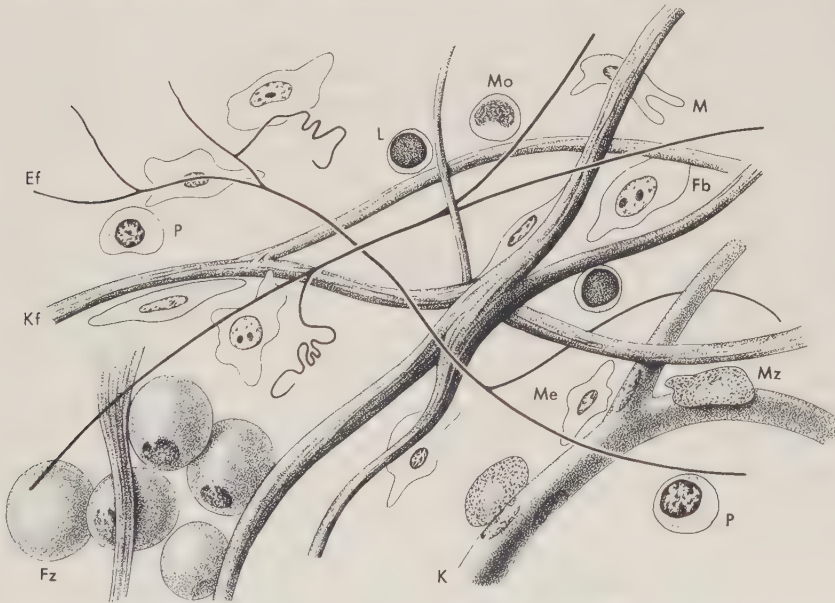


Abb. 102. Zellen und Fasern im lockeren Bindegewebe. Abk.: Ef elastische „Faser“; Fb Fibroblast; Fz Fettzelle; K Kapillare; Kf kollagene Faser; L Lymphozyt; M Makrophag; Me Mesenchymzelle; Mo Monozyt; Mz Mastzelle; P Plasmazelle. (Nach LEESON und LEESON, Histology)

mehr oder weniger gallertigen, manchmal faserigen Substanz, die spärlich verteilte Zellen enthält. Dieses Füllgewebe ist dem Mesenchym des Wirbeltierembryos vergleichbar. Die unmittelbaren Abkömmlinge des embryonalen Mesenchyms sind bei adulten Vertebraten die „ungeformten“ Stützgewebe (Bindegewebe), die das „Füllmaterial“ des Körpers darstellen und den epithelialen Anteilen vieler Organe den notwendigen Halt verleihen. In einfacher Form tritt dieses Füllgewebe als *lockeres Bindegewebe* (Abb. 102) auf, das aus einer amorphen Grundsubstanz besteht, die ein Netzwerk feiner, sich verzweigender *retikulärer Fasern* (aufgebaut aus unverzweigten, nur elektronenoptisch sichtbaren Mikrofibrillen) und vor allem lange, zarte, unverzweigte *kollagene Fibrillen* enthält. Sie sind biegsam, aber zugfest, entstehen



Abb. 103. Braunes Fettgewebe, stärker vergrößert. Die plurivakuolären Fettzellen sind zu Fettläppchen zusammengefaßt, die durch faseriges Bindegewebe abgegrenzt werden. (Aus FAWCETT)

unter Mitwirkung der spindel- oder sternförmigen Fibrozyten in der Grundsubstanz und sind zu unterschiedlich dicken, im histologischen Schnitt meist gewellt erscheinenden Fibrillenbündeln zusammengelagert, die als *Kollagenfasern* bezeichnet werden. Das Bindegewebe kann aber auch, wie etwa in der Dermis (Abb. 97, S. 157), eine straffere Textur aufweisen, wobei die dichtgelagerten Fibrillenbündel eine Art Faserfilz bilden. Zumeist enthält das Bindegewebe einen geringen Anteil an gröberen, verzweigten, gelblichen *elastischen Fasern*, die Netze unterschiedlicher Maschenweite bilden. In den *elastischen Bändern* und in einigen wenigen anderen Strukturen überwiegt dieser Fasertyp. *Sehnen*, mit denen die Muskeln am Skelet angeheftet sind, bestehen vorwiegend aus parallelfaserigem kollagenem Bindegewebe, ebenso die *Bänder* (Ligamenta¹²), die Skeletelemente miteinander verbinden. *Fascien* sind Bindegewebshüllen um Muskeln, Muskelgruppen, andere Organe oder Körperabschnitte. *Fettgewebe* (Abb. 103) ist eine modifizierte Form des retikulären Bindegewebes, in dessen Zellen Neutralfette und Lipide als *Fett* gespeichert werden. Es ist besonders in der Unterhaut (Subcutis) und in den Mesenterien entwickelt.

Als „fixe“, ortsansässige Zellen sind im lockeren und im straffen faserigen Bindegewebe vornehmlich die verzweigten *Fibrozyten* nachweisbar, die durch ihre Zytoplasmafortsätze miteinander in Kontakt stehen. Die Fibrozyten des Sehngewebes werden wegen ihrer flügelartigen Fortsätze, die sich von dem im Querschnitt oft sternförmigen Zelleib zwischen die Kollagenfasern schieben, auch als *Flügelzellen* bezeichnet. Die verzweigten *Retikulumzellen* des retikulären Bindegewebes bilden mit ihren Fortsätzen ebenfalls ein dreidimensionales Maschenwerk. *Fettzellen* sind umgewandelte Retikulumzellen, die ihre Fortsätze eingezogen und Kugelgestalt angenommen haben. Der (bei den univakuolären Fettzellen) große, zentrale Fetttropfen hat das Zellplasma zu einer schmalen Hülle zusammengedrängt, die auch den abgeplatteten Kern beherbergt. An freien Zellen finden wir u. a. im lockeren Bindegewebe die zur Phagozytose befähigten, bei Reizung amoeboid beweglichen Wanderzellen (*Histiozyten*) und die *Mastzellen*. Ihre basophilen Granula enthalten das gerinnungshemmende Heparin sowie das biogene Amin Histamin und das (u. a. bei Maus und Ratte nachgewiesene) vasokonstriktorisch wirkende Serotonin. Im Bindegewebe man-

¹² Nicht zu verwechseln mit ebenfalls als Ligamenta bezeichneten Abschnitten der Mesenterien, die Eingeweide mit der Bauchwand verbinden und keine mechanische Bedeutung haben.

cher Organe insbesondere des lymphatischen Systems und des Knochenmarks sind *Lymphozyten* und *Monozyten* (s. S. 396) sowie *Plasmazellen* nachweisbar. Plasmazellen spielen eine wesentliche Rolle bei der Bildung von Antikörpern.

Skeletgewebe

Aus physiologischer Sicht mag das Skelet – wenn auch ganz zu Unrecht – als ein relativ träges Organsystem erscheinen. Es ist jedoch von großer physiologischer Bedeutung. Die **Hartsubstanzen des Skeletes, die sowohl phylogenetisch als auch ontogenetisch aus dem Bindegewebe hervorgehen, bilden lebensnotwendige Strukturen**, welche die Weichteile zusammenhalten und schützen und die Körperform stützen und erhalten. Nahezu die gesamte quergestreifte Muskulatur ist an Skeletteilen angeheftet, die als passiver Anteil des Bewegungsapparates das Medium darstellen, durch das die Körperbewegungen vollzogen werden.

Für die Wirbeltiere sind zwei Skeletgewebe charakteristisch: Knorpelgewebe und Knochengewebe.

Knorpelgewebe

Typischer *hyaliner Knorpel* (Abb. 104) ist biegsam, schneidbar, durchscheinend und gläsig homogen. Seine feste Grundsubstanz oder *Matrix* stellt ein Chondromukoid (Glykoproteid und hochmolekulare Mukopolysaccharide) dar, in das ein Maschenwerk kollagener Fibrillenbündel eingebettet ist. In diese Interzellulärsubstanz sind einzeln oder in Gruppen Knorpelzellen eingelagert. Sie sind im typischen Fall rundlich oder eiförmig und besitzen (ausgenommen bei Haien und Chondrostei) im Gegensatz zu den Knochenzellen keine Fortsätze. Im allgemeinen fehlen im Knorpel Blutgefäße, so daß die Nährstoffe durch die Grundsubstanz diffundieren müssen, um die Knorpelzellen zu erreichen. Die Oberfläche des Knorpels wird von einer Lage dichten Bindegewebes, Knorpelhaut oder *Perichondrium*, bedeckt.

Von diesem gewöhnlichen Typ des Knorpelgewebes gibt es zahlreiche Varianten. Besonders bei den Knorpelfischen ist häufig *verkalkter Knorpel* vorhanden, bei dem (ähnlich wie in der

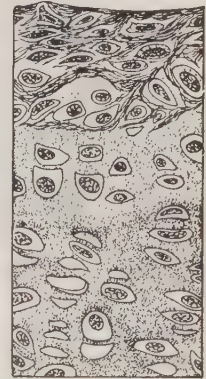


Abb. 104. Hyaliner Knorpel (aus dem Brustbein der Ratte). Von der bindegewebigen Knorpelhaut (am oberen Bildrand) geht das appositionelle Wachstum des Knorpels aus. Die an die oberflächlichen Zellagen des Knorpelgewebes grenzenden Bindegewebszellen scheiden Knorpelgrundsubstanz ab und werden zu Knorpelzellen. Die in der Grundsubstanz enthaltenen Chondroitinschwefelsäuren „maskieren“ die kollagenen Fibrillen. (Nach MAXIMOW)

Knochengrundsubstanz) Kalksalze in der Knorpelgrundsubstanz eingelagert sind. *Elastischer Knorpel*, den wir z. B. in der Ohrmuschel der Säugetiere antreffen, erhält seine elastische Verformbarkeit und Biegsamkeit durch die Einlagerung elastischer Fasern (zusätzlich zu den kollagenen Fasern) in der Grundsubstanz. *Faserknorpel*, der häufig in den Gelenkzwischenböden und an der Anheftungsstelle der Sehnen auftritt und bei den Säugetieren Teile der Zwischenwirbelscheiben aufbaut, nimmt eine Zwischenstellung zwischen dem straffen Bindegewebe und dem Knorpelgewebe ein; denn hier sind zwischen die in einer gallertigen Grundsubstanz gelagerten kollagenen Fibrillenzüge Knorpelzellen, umgeben von einer geringen Menge Knorpelgrundsubstanz, eingebettet.

Bei der Histogenese des Knorpels runden sich die Mesenchymzellen ab und lassen zwischen sich Knorpelgrundsubstanz entstehen, die kollagene Fasern einschließt. Im wachsenden Knorpel sind Mitosen recht häufig. Die Knorpelzellen liegen nach der Zellteilung noch einige Zeit beieinander, so daß wir vielfach Zellpaare oder -quartette beobachten können. Die einzelnen Zellindividuen dieser Gruppe treten allmählich auseinander, wenn zunehmend Grundsubstanz zwischen ihnen abgeschieden wird. Diese Form des Wachstums durch mitotische Zellteilungen und Vermehrung der Grundsubstanz bezeichnet man als inneres Wachstum (*intussuszeptionelles* oder *interstitielles* Wachstum). Sie ist beim Knochengewebe nicht möglich. Knorpelgewebe kann jedoch auch – wie Knochengewebe – durch Anlagerung jungen Knorpels an der Außenfläche wachsen: *appositionelles* Wachstum. Es geht von den Zellen der inneren Schicht des Perichondriums, den *Chondroblasten*, aus.

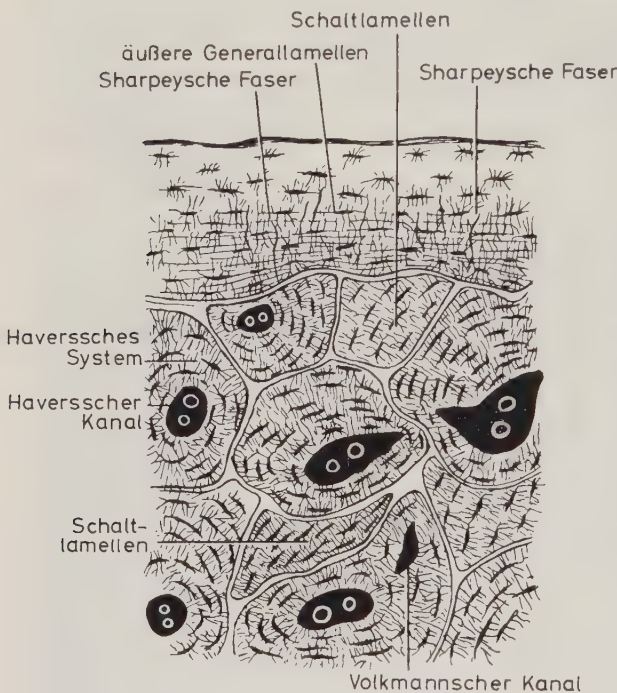


Abb. 105. Ausschnitt aus einem Querschnitt durch ein Metacarpale eines Säugers. Nach außen (im Bild oben) liegen die vom Periost gebildeten Generallamellen; sie umschließen die Osteone (Haverssche Systeme), die in der Abb. unter verschiedenem Winkel getroffen sind. Zwischen den Osteonen liegen Reste früherer Lamellensysteme, die beim Aufbau der gegenwärtigen Osteone nicht zerstört wurden. Eine fibrillenfreie Kittsubstanz verbindet die verschiedenen Strukturelemente des Knochengewebes miteinander. Die Volkmannschen Kanäle führen Blutgefäße von der Oberfläche oder dem Markraum zu den Haversschen Systemen. Als Sharpeysche Fasern bezeichnet man kollagene Fibrillenbündel, die während des appositionellen Knochenwachstums aus der Umgebung in die Knochengrundsubstanz eingebaut wurden. (Nach MAXIMOW und BLOOM)

Knorpelgewebe tritt selten an oder in unmittelbarer Nähe der Körperoberfläche auf. Es ist ein relativ schnell wachsendes Gewebe, weich und biegsam, und findet sich deshalb stets in reichem Maße im embryonalen und jugendlichen Organismus. Bei den rezenten höheren Vertebraten und bei vielen ausgestorbenen niederen Wirbeltieren ist das adulte Skelet im wesentlichen knöchern und der Knorpel rückgebildet. Nur bei rezenten niederen Vertebraten – Cyclostomen, Chondrichthyes und einigen wenigen Gruppen der Osteichthyes (s. S. 65) – bildet Knorpelgewebe das wichtigste Skeletmaterial der adulten Formen.

Knochengewebe und Knochenbau

Knochengewebe (Abb. 105) ist das Skeletmaterial der erwachsenen Formen der meisten Wirbeltiergruppen. Die Knochenzellen sind wie die Knorpelzellen Abkömmlinge

linge der Mesenchymzellen. Sie liegen in einer aus verschiedenen Eiweißkörpern aufgebauten Grundsubstanz, die kollagene Fasern enthält. Im Gegensatz zur Knorpelgrundsubstanz wird die Knochengrundsubstanz schnell hart und opak. Sie enthält an anorganischem Material vornehmlich Calciumphosphat und -carbonat. Die Knochenzellen, *Osteozyten*, und die Knochenhöhlen, *Lacunae*, die sie umschließen, sind unregelmäßig, sternförmig gestaltet; ihre sich aufzweigenden Fortsätze verlaufen in feinen Kanälchen und stehen mit den Fortsätzen der Nachbarzellen in Verbindung¹³. Im Gegensatz zum Knorpel wird das Knochengewebe von Blutgefäßen durchzogen. Da jedoch die solide Grundsubstanz für die Nährstoffe weitgehend undurchdringlich ist, erhalten die Knochenzellen ihr Nährmaterial auf dem Wege über das Kanälchensystem. Knochengewebe kann, anders als das Knorpelgewebe, nicht expansiv wachsen. Es kann sich lediglich durch die Anlagerung neuer äußerer Knochenlagen vergrößern, die von der aus dichtem Bindegewebe bestehenden äußeren Knochenhaut, dem *Periost*, gebildet werden. Nach Abschluß des Skeletwachstums steht das *Periost* durch Kollagenfaserbündel, *Sharpeysche Fasern*, mit dem Knochen in Verbindung, die aus der Faserschicht der Knochenhaut in die oberflächliche Knochenschicht einstrahlen.

Der Knochen besitzt eine komplizierte Feinstruktur. Viele Knochenteile bestehen, besonders an der Oberfläche, aus kompaktem Knochen. Im Inneren des Knochens finden wir häufig eine spongiöse Knochenstruktur; hier ist die Knochensubstanz zu einem feinen Gitterwerk reduziert, dessen Maschenräume von blutbildendem rotem *Knochenmark* oder von gelbem *Fettmark* ausgefüllt werden.

Bei allen Vertebraten besteht das Binnenskelet in der Ontogenese aus *Geflechtknochen*, bei dem kollagene Fibrillenbündel sich ungeordnet durchflechten. Diese Knochenstruktur bleibt bei Chondrostei, Dipnoi und *Proteus* auch im adulten Zustand erhalten. Bei den anderen Wirbeltiergruppen kommt es zu verschiedenartigen Formen der Weiter- und Höherentwicklung der Knochenstruktur. In den oberflächlichen Schichten des Geflechtknochens lagern sich feine Faserbündel ab, die mehr oder weniger parallel verlaufen und eine Schichtung aufweisen. Um die Gefäße, die in die periostale Knochenmanschette aufgenommen werden, wird feinfaseriger, *lamellärer Knochen* aufgebaut. In den Extremitätenknochen der Landwirbeltiere bildet sich ein Markraum, der von lamellärem Knochen umschlossen wird. Durch die mit dem Gefäßbindegewebe in den Knochen eindringenden knochenzerstörenden Zellen, die *Osteoklasten*, wird Knochengewebe abgebaut und durch neugebildeten *Lamellenknochen* ersetzt. Die sekundär entstandenen, konzentrisch um die Gefäße angeordneten Knochenlamellen, in denen in jeder Lamelle die kollagenen Fasern in gleicher Richtung, von Lamelle zu Lamelle jedoch mit wechselndem Steigungswinkel verlaufen, bezeichnen wir als *Haverssche Systeme*. Sie bilden die Baueinheiten des *Lamellenknochens*, die *Osteone*. Wir finden sie vor allem bei den Säugetieren (und hier wiederum überwiegend in den großen Knochen großer Säugetiere). Das Skelet des adulten Menschen besteht fast ausschließlich aus *Lamellenknochen*. Bei den Vögeln überwiegt der *parallelfaserige Knochen*, dessen Fibrillenbündel parallel zu den Gefäßkanälen verlaufen. Diese summarische Übersicht zeigt, wie vielgestaltig das Knochengewebe der Wirbeltiere strukturiert sein kann. Hinzu kommt, daß beim gleichen Tier große und kleine Knochen meist einen unterschiedlichen Feinbau aufweisen. Das einmal gebildete Knochengewebe ist keine Dauerstruktur. So wie während der Ontogenese der zuerst gebildete Geflechtknochen bald abgebaut und ersetzt wird, findet auch späterhin ein fortgesetzter Umbau des Knochens statt. Im *Lamellenknochen* der

¹³ Bei vielen Teleosteen, besonders bei den progressiven Stachellossern, können – ähnlich wie bei einigen altertümlichen Ostracodermen – nach Abschluß des Wachstums die Knochenzellen zugrunde gehen, so daß ein zellfreies Knochengewebe entsteht.

Säugetiere füllen daher stets Bruchstücke der Haversschen Systeme, die *Schaltlamellen*, den Raum zwischen den zuletzt entstandenen Osteonen aus. Gleichzeitig mit dem morphologisch faßbaren Knochenumbau erfolgt ein *stetiger Austausch der Mineralstoffe*. Calcium z. B. wird fortwährend neu eingelagert und wieder freigesetzt.

Knochenentwicklung

In der Ontogenese lassen sich zwei grundsätzlich verschiedene Formen der Knochenbildung – der *Osteogenese* – beobachten. Der einfachere Modus ist die *desmale Knochenbildung* (Abb. 106). Hierbei geht der Knochen unmittelbar aus dem Mesenchym hervor. Eine Gruppe knochenbildender Zellen – *Osteoblasten* – scheidet zwischen sich eine dünne, unregelmäßig geformte Platte einer dichten Matrix aus, die ein Flechtwerk feiner kollagener Fibrillen enthält: *Osteoid*. In diese kalkfreie Knochenvorstufe werden sehr bald Knochensalze eingelagert. Die Knochenbälkchen

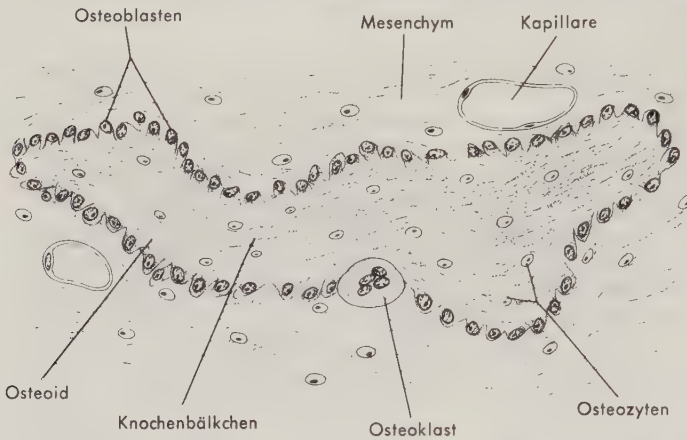


Abb. 106. Desmale Knochenbildung (Schäldach) bei einem Säugetier in einem frühen Entwicklungsstadium. Bindegewebszellen haben sich zu Osteoblasten umgewandelt und umsäumen die von ihnen abgeschiedene Knochengrundsubstanz (Knochenbälkchen), in die auch feine kollagene Fibrillen eingeschlossen sind. Einige Osteoblasten wurden bereits in die neugebildete Knochengrundsubstanz eingemauert und sind somit zu Osteozyten geworden. Die Modellierung des wachsenden Deckknochens erfolgt durch ausgewogene Neubildung von Knochengewebe (Osteoblasten) und Knochenabbau (Osteoklasten).

vergrößern sich allmählich durch An- und Auflagerung weiteren Osteoids an ihren Rändern und Oberflächen. Dabei werden fortgesetzt Osteoblasten in die neugebildete Knochengrundsubstanz eingemauert und sind damit zu Knochenzellen – *Osteozyten* – geworden. Da das Exoskelet der Wirbeltiere (= Deckknochen) unmittelbar aus dem Bindegewebe durch desmale Knochenbildung hervorgeht, bezeichnet man desmalen Knochen meist schlechthin als *Deckknochen*. Das Endoskelet ist dagegen im allgemeinen knorpelig präformiert; es entsteht durch enchondrale Knochenbildung (s. folgenden Absatz). Häufig werden „enchondraler Knochen“ und „Ersatzknochen“ gleichgesetzt. Dies ist zwar im allgemeinen zulässig, doch dürfen wir nicht vergessen, daß „enchondraler Knochen“ einen histogenetischen Begriff, „Ersatzknochen“ dagegen ausschließlich einen morphologischen Begriff darstellt. In der Genese der Wirbel mancher Teleosteer kann z. B. das Knorpelstadium unterdrückt sein. Die Wirbel entstehen unmittelbar aus dem Bindegewebe. Dennoch sind diese Knochen morpho-

logisch ebenso Ersatzknochen wie der nicht knorpelig präformierte Zuwachsknochen, durch den Ersatzknochen (etwa an der Schädelbasis Petrosus, Alisphenoid usw.) ihre definitive Form und Größe erhalten.

Bei den Fischen (i. w. S.) – abgesehen von Cyclostomen und Elasmobranchiern – bildet sich Deckknochen nahezu an der ganzen Körperoberfläche (einschließlich der Mundhöhle). Er tritt im vorderen Körperabschnitt in Form großer Platten und in der Rumpf- und Schwanzregion als knöcherne Schuppen auf. Bei den Tetrapoden, denen gewöhnlich knöcherne Schuppen oder ein Hautpanzer fehlen, sind die Deckknochen meist auf Kopf- und Schulterregion beschränkt.

Völlig verschieden und viel komplizierter als die desmale Knochenbildung vollzieht sich die *enchondrale Ossifikation* (Abb. 107; 108). Hier wird primär embryonaler Knorpel durch Knochen ersetzt; doch besteht auch hierbei – formal gesehen – ein großer Teil des Geschehens in einer direkten Ablagerung von Knochengewebe (in Form der desmalen Ossifikation) auf der Außenfläche des Knorpels = periostale Knochenmanschette.

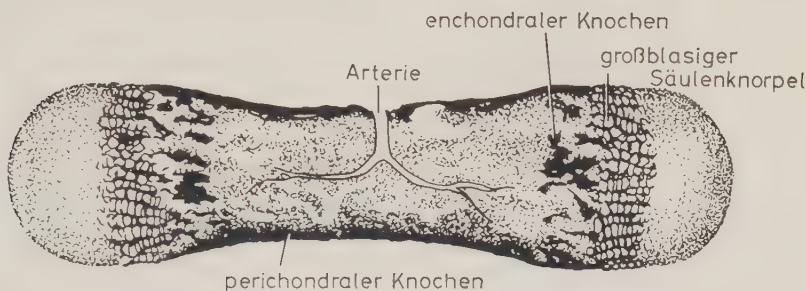


Abb. 107. Schnitt durch ein Metatarsale eines Säugerembryos. (Verkalkte Knochen- und Knorpelgrundsubstanz: schwarz.) Im Bereich der Diaphyse hat sich eine periostale Knochenmanschette gebildet. Die enchondrale Verknöcherung schreitet nach den Epiphysen zu voran. Während an den beiden Enden das Knorpelgewebe noch unverändert ist, sind die Knorpelzellen nach der Eröffnungszone zu blasig aufgetrieben und in Säulen angeordnet. Die Knorpelgrundsubstanz verkalkt, wird abgebaut und durch enchondralen Knochen ersetzt.

Typische Bauteile des Innenskelets, wie die langen Extremitätenknochen der Tetrapoden, sind embryonal schon in einem frühen Stadium als Knorpel-elemente vorgebildet, die zwar viel kleiner als die adulten Knochen, in ihrer äußeren Form aber recht ähnlich sind. Bald beginnt nahe der Mitte ihrer Länge (im Diaphysenbereich) eine Veränderung und Degeneration des Knorpels. Die Knorpelzellen schwellen an (großblasiger Knorpel), ordnen sich zu Säulen, und die Grundsubstanz zwischen den Zellsäulen verkalkt. Blutgefäße und Mesenchymzellen dringen von der Oberfläche ein. Der Knorpel wird in diesem Areal zerstört, und es entsteht ein primärer Markraum, der sich (bei den langen Röhrenknochen) in der Folgezeit fortschreitend epiphysenwärts ausdehnt. In der Eröffnungszone (dem an die Markhöhle angrenzenden, in der oben geschilderten Weise umgewandelten Knorpelbezirk) wird Knochengrundsubstanz auf die in Form eines Gitterwerkes erhalten gebliebenen Reste der verkalkten Knorpelgrundsubstanz abgelagert. Die enchondralen Knochenbälkchen vereinigen sich mit der perichondralen Knochenmanschette, werden jedoch bald durch sekundäre Knochenbälkchen ersetzt. In den langen Röhrenknochen erfolgt im Bereich der Diaphyse ein weitgehender Abbau der enchondralen Knochenbälkchen; der Knochenschaft – die *Diaphyse* – besteht im wesentlichen aus perichondral (bzw. periostal) gebildetem Knochen.

Würde der embryonale Knorpel nicht mehr weiterwachsen, so wäre er bald

vollständig durch Knochen ersetzt. Das Längenwachstum des Knorpels, das hauptsächlich intussuszeptionell erfolgt, hält jedoch an und vollzieht sich etwa in gleichem Tempo wie die Verknöcherung. Der Knorpel veranlaßt das Knochengewebe zu einem „Wettlauf“, der nicht beendet wird, bevor die adulte Größe erreicht ist. Mit der vollständigen Ossifikation endet das Längenwachstum des Knochens. Die Elemente des Endoskelets artikulieren gewöhnlich an ihren Enden mit den Nachbarknochen, und an der knorpeligen Gelenkfläche wird kein neuer Knochen hinzugefügt.

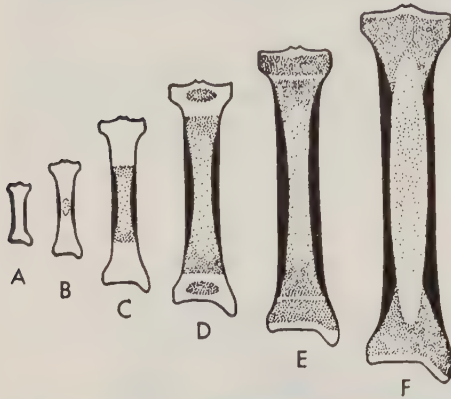


Abb. 108. Ossifikation und Wachstum eines Röhrenknochens bei einem Säuger. A Knorpelstadium; B Bildung einer perichondralen diaphysären Knochenmanschette (schwarz), Abbau des Knorpels im Bereich der Diaphyse, Bildung eines primären Markraumes (weit punktiert); C auf dem Gitterwerk der verkalkten Knorpelgrundsubstanz der Eröffnungszone (an der Grenze von Markraum und Verkalkungszone des Knorpels) lagern Osteoblasten Knochengrundsubstanz ab, die jedoch bald wieder von Osteoklasten abgebaut und durch neugebildetes Knochengewebe ersetzt wird (fein punktiert). Die Verknöcherungszone wandert epiphysenwärts, der Markraum dehnt sich aus; D Auftreten der epiphysären Knochenkerne; E das Längenwachstum des

Knochens ist im wesentlichen auf die schmalen knorpeligen Epiphysenfugen zwischen knöcherner Diaphyse und Epiphyse beschränkt, in denen der Knorpel stetig wächst. Es erfolgt außerdem zu einem geringen Teil vom Gelenkknorpel her; F die Epiphysenfugen sind verknöchert, Diaphyse und Epiphysen knöchern vereinigt. Das Knorpelgewebe ist auf die Gelenkenden beschränkt. Vergrößerung des Markraumes durch Abbau des periostalen Knochens von innen, Dickenwachstum des Knochens durch Auflagerung periostalen Knochens an der Oberfläche. (Modifiziert nach AREY)

Bei den niederen Vertebraten verknöchern die Elemente des Endoskelets von einem einzigen Zentrum aus, und ihre Endabschnitte bleiben oft in großer Ausdehnung knorpelig, selbst im adulten Stadium. Bei den Säugetieren dagegen (und bis zu einem begrenzten Ausmaß auch bei den Reptilien) treten zusätzliche Ossifikationszentren – die *Epiphysenkerne* – auf (Abb. 108). Sie bilden sich in charakteristischer Weise in den Enden der langen Röhrenknochen, *Epiphysen*. Ferner finden wir Knochenkerne in den *Apophysen*, vorspringenden Knochenfortsätzen, an denen Muskeln entspringen oder ansetzen. Die Epiphysenkerne führen zu einer Verknöcherung (und damit auch zu einer Verstärkung) der die knorpeligen Gelenkflächen tragenden Skeletabschnitte, bevor das Wachstum des Schaftes beendet ist. Zwischen Epiphyse und Diaphyse bleibt lange Zeit eine Knorpelscheibe (knorpelige *Epiphysenfuge*) erhalten. Sie wurde zunächst als relativ träge, funktionslose Zone angesehen. In Wirklichkeit ist sie von höchster Bedeutung; denn sie ist die Zone des Längenwachstums des Knochens. Der Knorpel wächst in dieser Knorpelfuge andauernd weiter und wird ebenso beständig von der Diaphyse und der Epiphyse her durch Knochengewebe ersetzt. Sobald der Knorpelabbau die Neubildung von Knorpelgewebe übertrifft, wird die knorpelige Epiphysenfuge schmaler und verschwindet. Der knöcherne Schaft und die knöcherne Epiphyse vereinigen sich. Das Längenwachstum des Knochens ist damit abgeschlossen.

Obwohl die Entwicklung des endochondralen Knochens in entscheidendem Maße in einem Ersatz des Knorpels durch Knochen besteht, so ist dieser Vorgang nur ein Teil der Knochenbildung. Das ursprüngliche Knorpелеlement hat nur einen sehr kleinen Durchmesser. Durch das die Osteogenese begleitende Knorpelwachstum

werden die Endabschnitte viel breiter. Wäre im Schaftbereich nur der als Ersatz für den abgebauten Knorpel gebildete Knochen vorhanden, so bliebe das Mittelstück dünn, das Skeletstück würde sanduhrförmig. Eine solche Form kommt jedoch nicht zustande, denn parallel mit der enchondralen Verknöcherung erfolgt die Bildung von perichondralem (periostalem) Knochen, der sich schalenartig dem Schaft auflagert. Er wird vom Perichondrium bzw. Periost gebildet und entsteht unmittelbar aus dem Bindegewebe. Durch die periostale Knochenbildung wird das Dickenwachstum des Knochens bestimmt.

Die Ersatzknochenbildung bei höheren Vertebraten wurde lange Zeit als Beispiel für eine ontogenetische Rekapitulation der Phylogenese angesehen. Es wurde angenommen, daß das Knorpelskelet der Cyclostomen und der Haie einen primitiven Zustand repräsentiere, zu dem das Knorpelstadium des Skelets bei den Embryonen höherer Wirbeltiere eine echte Parallele bilde. Die fossilen Belege, über die in Kapitel 3 berichtet wurde, sprechen gegen eine solche Deutung. Die primitiven Wirbeltiere besaßen vielmehr ein gut ausgebildetes knöchernes Skelet, eine ontogenetische Rekapitulation der Phylogenese liegt in der enchondralen Osteogenese nicht vor.

Wenn dies aber so ist, warum dann dieser Umweg in der Knochenbildung? Die Antwort kann (vielleicht) aus der Tatsache abgeleitet werden, daß lediglich das Endoskelet, also die in der Tiefe gelegenen Knochen, knorpelig präformiert sind. Die meist plattenförmigen Deckknochen, an denen gewöhnlich keine Muskulatur ansetzt und die im allgemeinen nicht in gelenkiger Verbindung mit anderen Skeletelementen stehen, können ohne Schwierigkeiten wachsen, indem neuer Knochen an ihren Oberflächen und Rändern angebaut wird. Die Knochen des Endoskelets: Extremitätenknochen, Wirbelsäule und Hirnschädel, stehen gewöhnlich in komplexer Weise mit anderen

Skeletstücken in Verbindung und haben – insbesondere an Epiphysen und epiphysennahen Abschnitten der Extremitätenknochen – vielfache Beziehungen zu Muskeln, Blutgefäßen und Nerven. Sie können sich nicht vergrößern, indem einfach neuer Knochen an ihrer Oberfläche aufgelagert wird. Für das Wachstum derartiger Strukturen ist ein formbares Material erforderlich, das ohne Störung der Oberflächenbeziehungen wachsen kann. Knorpelgewebe, zu expansivem Wachstum fähig, ist für diesen Zweck eine ideale embryonale Anpassungsform. Mit Ausnahme der Vertebratengruppen, bei denen es zu einer Knochendegeneration kam – bei verschiedenen Fischen und Amphibien – ist Knochengewebe die normale Skeletsubstanz der adulten Wirbeltiere, Knorpel ein unerläßliches „embryonales Hilfsgewebe“.

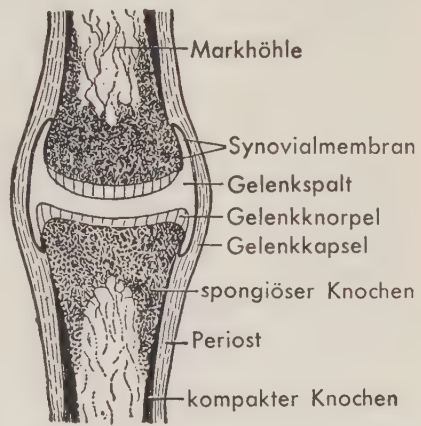


Abb. 109. Schema eines typischen Gelenks. (Aus AREY)

Gelenke

Knöcherne oder knorpelige Skeletelemente können kontinuierlich oder diskontinuierlich miteinander verbunden sein. Kontinuierliche Verbindungen durch ein Füllgewebe bezeichnet man als *Synarthrosen* oder *Fugen* (Füllgelenke). Bei diskontinuierlicher Verbindung werden die Skeletelemente durch einen Gelenkspalt getrennt, der durch eine Gelenkkapsel umschlossen und abgegrenzt wird. Man spricht von einer

Diarthrose oder einem *echten Gelenk* (Spaltgelenk, Abb. 109). Besteht das Füllgewebe einer Synarthrose aus Bindegewebe, so liegt eine *Syndesmose* (Bandhaft) vor. Als Beispiel seien die Schädelnähte, *Suturae*, oder die Zwischenknochenhäute, *Membranae interosae*, genannt. Knorpelgewebe als Füllgewebe treffen wir in den *Synchondrosen* (Knorpelhaft; z. B. in den knorpeligen Symphysenfugen vieler Säugetiere). Kommt es im adulten Zustand zu einer vollständigen Vereinigung zweier zunächst getrennter selbständiger Skeletstücke, indem das ursprüngliche Füllgewebe durch Knochengewebe ersetzt wird, so ist eine *Synostose* (Knochenhaft) entstanden (z. B. Ossifikation von Schädelnähten). Die Beweglichkeit der Synarthrosen ist im allgemeinen gering, sie sind vor allem Zuwachsstellen (z. B. Schädelnähte). Die Diarthrosen sind die Bewegungsstellen des Skelets. Die Richtung der Gelenkbewegungen wird hierbei weniger durch die Form der Gelenkflächen als durch die Anordnung der Muskeln und der Bänder bestimmt. Nach der Gestalt der überknorpelten Gelenkflächen kann man die Gelenke in Scharniergelenke, Sattelgelenke, Eigelenke, Kugelgelenke und unregelmäßig gestaltete Gelenke unterteilen. Gelenke, deren Beweglichkeit durch Bandzüge weitgehend eingeschränkt ist, bezeichnet man als straffe Gelenke oder *Amphiarthrosen*.

Einteilung der Skeletelemente

Das Skelet umfaßt eine große Vielzahl von Elementen verschiedener Form, Struktur, Funktion, Lage und Herkunft. Eine sinnvolle Einteilung ist schwierig. Obwohl kein Einteilungsmodus völlig befriedigen kann, wollen wir das Skelet nach folgendem Schema gliedern:

Exoskelet (Hautknochen)

Endoskelet {
 Skelet des Stammes
 Skelet der Körperanhänge (Flossen, Extremitäten)
 Visceralskelet

Wir haben in einem der vorhergehenden Abschnitte darauf hingewiesen, daß die histogenetische Unterscheidung von desmalem und enchondralem Knochen mit der morphologischen Gliederung in Deckknochen, der in der Bindegewebsschicht der Haut entsteht (= Exoskelet, Hautknochen), und in Ersatzknochen (= Endoskelet) weitgehend übereinstimmt. Zum *Stammskelet*, der ersten der drei Gruppen, in die wir das Endoskelet unterteilt haben, gehören: die Wirbel, die Rippen (falls vorhanden) und der Hirnschädel. Zum *Skelet der paarigen Gliedmaßen* (Körperanhänge), die bei den meisten Vertebraten ausgebildet sind und bei den Tetrapoden besonders hervortreten, rechnen wir die Elemente des Extremitätengürtels und der freien Extremität. Die dritte Gruppe des Endoskelets, das *Visceralskelet*, umfaßt Knorpel oder Knochen des Kiemenapparates und die von ihm abgeleiteten Elemente (wie die Kieferknorpel). Sie haben, wie wir sehen werden, eine ganz andere embryonale Herkunft als die übrigen Anteile des Endoskelets, die auch als *somatisches Skelet* zusammengefaßt und dem Visceralskelet gegenübergestellt werden (obwohl die Ableitung der Extremitäten noch ungeklärt ist).

In bestimmten Fällen können im adulten Skelet Elemente des Exo- und des Endoskelets zusammengefügt sein. Z. B. besteht der Schultergürtel häufig aus Deckknochen und Ersatzknochen. Der Unterkiefer vieler Formen schließt dermale Elemente und Teile des Visceralskelets ein. Besonders kompliziert ist der Aufbau des Schädels, an dem sich bei Knochenfischen und Tetrapoden Deckknochen sowie Elemente des Stamm- und des Visceralskelets beteiligen.

Hautknochen (Dermalskelet)

Fische

Über dem größten Teil des Körpers enthält die Haut bei vielen rezenten Wirbeltieren keine harten Skeletsubstanzen. Gewöhnlich sind jedoch Hautknochen zumindest in der Kopfregion vorhanden, und die Fossilfunde führen zu dem Schluß, daß die ancestralen Wirbeltiere in einen Panzer eingescheldet waren, der vornehmlich aus Hautknochen bestand. Ein solcher Knochenpanzer umschloß die altertümlichsten Fische, die kieferlosen Ostracodermata, vollständig, bedeckte ganz oder zum Teil den Körper der ausgestorbenen Placodermi, und blieb bei den meisten Angehörigen der

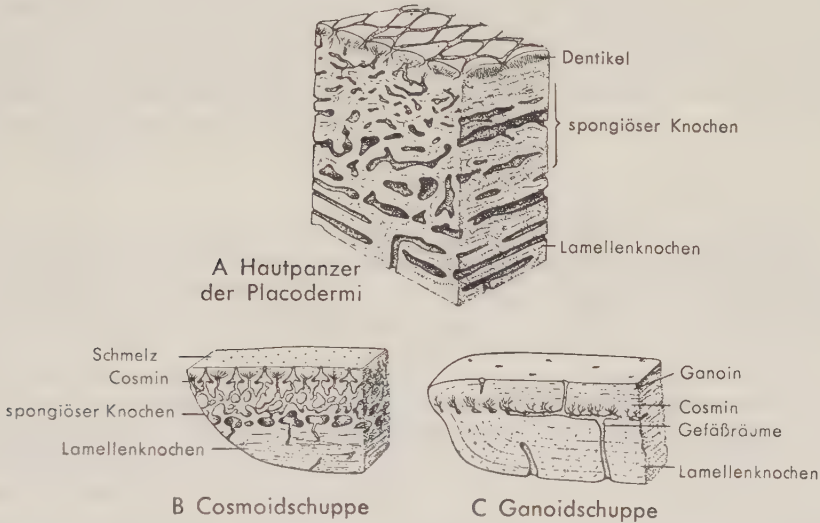


Abb. 110. Struktur der Hautknochenplatten und der knöchernen Schuppen primitiver Vertebraten. A Placodermi des Devons; B primitiver Crossopterygier, Cosmoidschuppe; C paläozoischer Strahlflosser, Ganoidschuppe. (Nach KIAER, GOODRICH)

großen Gruppe der Knochenfische erhalten. Bei den Cyclostomen fehlt ein Hautknochenpanzer, und bei den Selachiern tritt Hautknochen lediglich in Form der Plakoidschuppen (kleiner Hautdentikel) auf. Dieser Zustand, den man einst als primitiv deutete, ist sicherlich Ausdruck einer Degeneration.

Die feingewebliche Struktur der Knochenschuppen und Knochenplatten bei vielen Ostracodermen und Placodermen hat sich mit gewissen Veränderungen bis zur Stufe der primitiven Knochenfische erhalten (Abb. 110 A). Eine mittlere Schicht bestand aus spongiösem Knochen, der wahrscheinlich Blutgefäße enthielt. Die äußere und die innere Schicht waren kompakt. Häufig zierten Höcker oder Leisten die Außenfläche. Diese Oberflächenstrukturen bestanden aus einem Material, das dem Dentin der Zähne (s. S. 304) sehr ähnlich war, mit einer „Pulpa“-höhle darunter und einem Überzug aus hartem, glänzendem Material, das dem Zahnschmelz¹⁴ vergleichbar ist. Der ganze Höcker sah in der Tat einem Zahn sehr ähnlich, und es ist höchst wahrscheinlich, daß die Zähne von derartigen Bildungen abstammen.

¹⁴ Allerdings ist die wahre Natur des „Schmelzes“ bei Anamniern noch sehr umstritten, da bei ihnen die Gewebe viel stärker variieren als bei höheren Formen.

Unter den frühen Knochenfischen treten zwei Typen der Platten- und Schuppenstruktur auf. Die primitiven Sarcopterygii besaßen die *Cosmoidschuppe* (Abb. 110 B). Sie wird so genannt, weil die Substanz der Höcker aus einem dentinähnlichen Material besteht, dem *Cosmin*, dessen Kanälchen aber verzweigt (statt einzeln) zur Pulpahöhle verlaufen. Solche Schuppen waren bei typischen Crossopterygiern und bei den frühesten Lungenfischen ausgebildet. Bei späteren Vertretern beider Gruppen wurde die Struktur vereinfacht, und die heutige Lungenfischschuppe besteht nur aus einem mehr faserigen und lederartigen Typ degenerierten Knochens.

Die primitiven Strahlflosser besitzen im Gegensatz dazu die echte *Ganoidschuppe* (Abb. 110 C). Sie unterscheidet sich von der Cosmoidschuppe dadurch, daß während des Wachstums an der Oberfläche Schicht für Schicht ein glänzendes, schmelzähnliches Material, das *Ganoin*, abgelagert und an der Unterseite entsprechend schichtweise kompakter Knochen abgeschieden wird. Heute haben nur der afrikanische *Polypterus* und die Löffelstör den Ganoidtypus behalten, und bei den rezenten Teleosteen sind die Schuppen (in einer gewissen Parallele zu den Lungenfischen) zu einfachen, dünnen Plättchen aus biegsamem, knochenähnlichem Material reduziert, wenngleich Spuren des oberflächlichen Ganoinüberzugs vorhanden sein können.

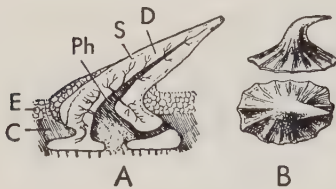


Abb. 111. Plakoidschuppe der Haie. A Medianschnitt; B Seitenansicht und Aufsicht einer Plakoidschuppe. Abk.: C Corium = Dermis; D Dentin; E Epidermis; Ph Pulpahöhle; S harter, schmelzähnlicher Überzug = Vitrodentin. (Aus DEAN)

Obwohl wir überzeugt sind, daß die Cyclostomen von gepanzerten Vorfahren abstammen, so ist ihre Haut doch völlig ungepanzert. Bei den Chondrichthyes sind manchmal Flossenstacheln aus einer dentinähnlichen Substanz vorhanden, aber die Haut ist völlig frei, mit Ausnahme der isolierten *dermalen Dentikel* oder „*Plakoidschuppen*“ (Abb. 88 A, S.150; 111; 236, S.310). Sie ähneln in ihrem Aufbau den Zähnen, besitzen eine Pulpahöhle, eine Dentinschicht und einen glänzenden Schmelz-

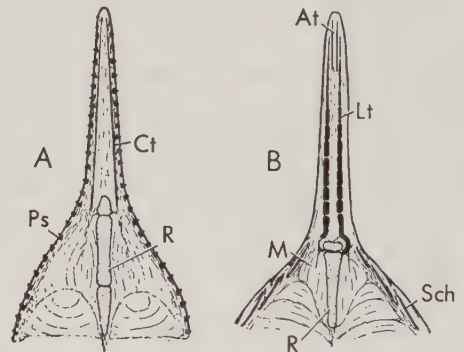


Abb. 112. Querschnitt durch die Rückenflosse A eines Haies, B eines Actinopterygiers (Teleosteer). Struktur der Flossenstrahlen. Abk.: At Actinotrichia („Horn“fäden der Actinopterygii); Ct Ceratotrichia („Horn“fäden der Sela-chier); Lt Lepidotrichia (knöcherne Flossenstrahlen); M Muskulatur; Ps Plakoidschuppen (Dentikel); R Flossenradien; Sch knöcherne Schuppen. (Aus GOODRICH)

überzug, oft als Vitrodentin bezeichnet. Früher wurde angenommen, daß Hautplatten und echte Schuppen durch eine Fusion solcher Dentikel entstanden sind. Nunmehr scheint es allerdings viel wahrscheinlicher, daß das Umgekehrte der Fall ist und die Hautdentikel einen letzten, oberflächlichen Rest eines ehemaligen Hautknochenpanzers darstellen, dessen tiefe Schichten gewissermaßen weggeschmolzen sind.

Bei Fischen mit einem Hautknochenpanzer wird der vordere Teil des Körpers nicht

von einzelnen Schuppen, sondern von großen Knochenplatten über dem Kopf, der Kiemen- und der Schulterregion bedeckt. Bei den altertümlichen Ostracodermata und Placodermi sind diese Platten in verschiedenen Mustern angeordnet. Bei den Knochenfischen ist das allgemeine Muster viel einheitlicher, obgleich bestimmte Einzelknochen höchst variabel sind. Ein gut ausgebildeter Kopfschild formt einen Teil des typischen Schädels; Knochenplatten liegen im Unterkiefer und in der Wand der Mundhöhle. Ferner ist ein aus Deckknochen geformter Schultergürtel vorhanden, der später besprochen werden soll. Schließlich sei eine Reihe *Opercularia* erwähnt, welche die Kiemenregion bedecken (Abb. 122, S. 184; 169, S. 231; 171, S. 232; 172, S. 234).

An dieser Stelle wollen wir auch kurz auf den Bau der Flossenstrahlen eingehen, welche die peripheren Abschnitte der unpaaren wie der paarigen Flossen versteifen (Abb. 112). Im primitiven Zustand waren die Flossen wahrscheinlich von Schuppen bedeckt, die den Schuppen am übrigen Körper ähnelten. Bei den höheren Knochenfischen wurden diese zunehmend zu länglichen Knochenstrahlen, *Lepidotrichia*, umgeformt. Zusätzlich können die Flossenspitzen bei Knochenfischen durch dünne „Horn“fäden, *Actinotrichia*, versteift werden, und bei den Haien sind größere „Horn“fäden, *Ceratotrichia*, die einzige Stütze der Flossen. Die „Horn“fäden bestehen aus Elastoidin, nicht aus echtem Horn, und sind mesodermale Bildungen.

Tetrapoden

Von dem ursprünglich vollständigen Hautknochenpanzer ihrer Vorfahren blieben **Deckknochen nur im Bereich des Schädels, der Kiefer und gewöhnlich des Schultergürtels erhalten**. Die übrigen Anteile des Exoskelets gingen allmählich verloren. Den modernen Amphibien fehlen Deckknochen im Bereich des Rumpfes und des Schwanzes, mit Ausnahme spurenhafter Schuppen bei den Gymnophiona. Bei den frühen Amphibien und Reptilien sind Schuppen auf der Bauchseite vorhanden, die – mehr in die Tiefe verlagert – als V-förmige, gelenkig verbundene Sträbe, *Gastralia* (Bauchrippen), bei *Sphenodon*, Eidechsen und Crocodiliern erhalten blieben. Bei Vögeln und Säugern sind selbst diese Spuren des ursprünglichen Knochenpanzers verlorengegangen.

Die Haut behält jedoch ihre Potenz, Deckknochen zu bilden, und bei vielen Reptilien und einigen wenigen Säugetieren ist es zu einer Neubildung von Hautknochen gekommen. Bei den Eidechsen unterlagern häufig Knochenschuppen die Hornschuppen der Epidermis. Bei den Crocodilia sind annähernd rechteckige Knochenschuppen stets in der Rückenhaut, bei *Caiman* auch in der Bauchhaut vorhanden, und bei bestimmten Dinosauriern und anderen ausgestorbenen Reptilien waren große Hautknochenplatten ausgebildet. Unter den Säugetieren haben die Gürteltiere einen knöchernen Carapax (Rückenschild) entwickelt. Ihre ausgestorbenen Vettern, die Glyptodontidae, besaßen einen zu hoher Vollkommenheit entwickelten knöchernen Rückenpanzer, und bei den Bodenfaultieren waren kleine Knochenstücke in die Dermis eingelagert.

Panzer der Schildkröte

Den am besten entwickelten Knochenpanzer aller lebenden oder ausgestorbenen Landwirbeltiere besitzen die Testudines (Abb. 113). Unter den Hornschuppen, die den Körper der meisten Schildkröten überdecken, liegt dorsal ein gewölbter knöcherner Carapax und ventral ein abgeplattetes Plastron. Die beiden Teile der Knochenschale sind an den Seiten durch eine Knochenbrücke verbunden, während an Vorder- und Hinterabschnitt des Knochenpanzers Öffnungen für Kopf, Gliedmaßen und Schwanz vorhanden sind. Der Carapax besteht aus – in typischen Fällen in fünf

Sphenodon
= Bräune

Längsreihen angeordneten – Knochenplatten. Die mediane Reihe bilden die *Neuralia*, die mit der Wirbelsäule verbunden sind. Lateral davon liegen jederseits die *Costalia* (*Pleuralia*, Pleuralplatten), die durch die Rippen gestützt werden, und anschließend als Randreihe die *Marginalia*. Im Plastron sind im typischen Fall vier hintereinander

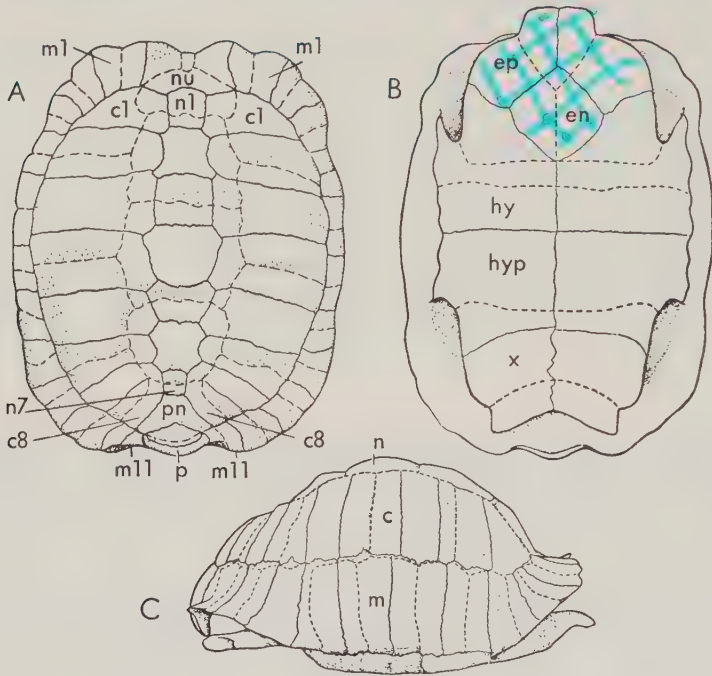


Abb. 113. A Dorsal-, B Ventral- und C Lateralansicht des Knochenpanzers einer Schildkröte (*Testudo*). Nähte zwischen den Knochenplatten: ausgezogene Linien; Umrisse der Hornschilder: unterbrochene Linien. Abk.: c, c1–c8 Costalia (Pleuralplatten); en Entoplastron; ep Epiplastron; hy Hyoplastron; hyp Hypoplastron; m, m1–m11 Marginalia (Randplatten); n, n1–n7 Neuralia; nu Nuchale; p Pygale 3; pn Postneurale (= Pygale 1); x Xiphioplastron.

gelegene Plattenpaare und ein unpaares medianes Entoplastron vorhanden. Die drei Platten am Vorderende des Plastrons (*Epiplastron* und *Entoplastron*) sind modifizierte Deckknochen des Schultergürtels, alle anderen Elemente des Plastrons und des Carapax Neubildungen.

Skelet des Stammes

Chorda dorsalis

Die Chorda dorsalis, *Notochorda*, ist eine altertümliche Struktur, die selbst bei niederen Chordaten, wie *Amphioxus* und den larvalen Tunicaten, vorhanden ist. Sie entsteht aus einem medianen Streifen des Mesoderms und erstreckt sich bei Wirbeltierembryonen, ventral vom Neuralrohr, von der Schädelbasis (Hypophysenregion) längs des ganzen Rumpfes und Schwanzes bis zum hinteren Körperende. Sie wird aus blasigen Zellen mit einem flüssigen bis gallertigen Zellplasma aufgebaut. Die

bindegewebigen Hüllen, welche die Chorda umschließen, die *Chordascheiden*, formen sie zu einem relativ festen, biegsamen Stab.

Eine gut ausgebildete Chorda bleibt in der adulten Lebensphase bei vielen niederen Vertebraten erhalten, so vor allem bei den Cyclostomen, bei denen die Wirbelsäule wenig entwickelt ist (Abb. 17, S. 48; 120, S. 183). Bei den meisten Fischen und bei den Tetrapoden wird die Chorda jedoch zunehmend durch die Centra der Wirbel ersetzt, die sich um die Chorda entwickeln und dem Achsenskelet eine größere Festigkeit bei geringerer Biegsamkeit verleihen. Mit der Höherentwicklung der Wirbel geht die Bedeutung der Chorda zurück. Sie ist beim Embryo stets vorhanden, wird aber in den meisten Fällen während der Ontogenese bald durch die Wirbel verdrängt. Bei vielen Fischen und den primitiveren Tetrapoden kann sie sich zwischen den einander folgenden Wirbelkörpern (Centra) verbreitern, wird aber in jedem Wirbelsegment eingengt, so daß ihre Kontur der einer Reihe hintereinandergeordneter Stundengläser gleicht. Bei den meisten Wirbeltieren wird die Chorda stärker rückgebildet, so daß im adulten Stadium nur noch eine gallertige Masse in den Zwischenwirbelscheiben übrigbleibt: *Nucleus pulposus*.

Wirbel der Amniota

Die *Wirbelsäule*¹⁵ bildet das Achsenskelet des Stammes. Sie ersetzt bei den meisten Vertebraten im adulten Stadium die Chorda dorsalis als Längsträger des Körpers und entsendet in jedem Segment dorsal gerichtete Fortsätze, die das Rückenmark umfassen und schützen. Wir wollen zuerst die relativ einfach gebauten und einheitlicheren Wirbel der Amnioten betrachten (Abb. 114), bevor wir uns mit der unübersichtlichen Vielfalt der Wirbelvarianten bei niederen Wirbeltierklassen befassen.

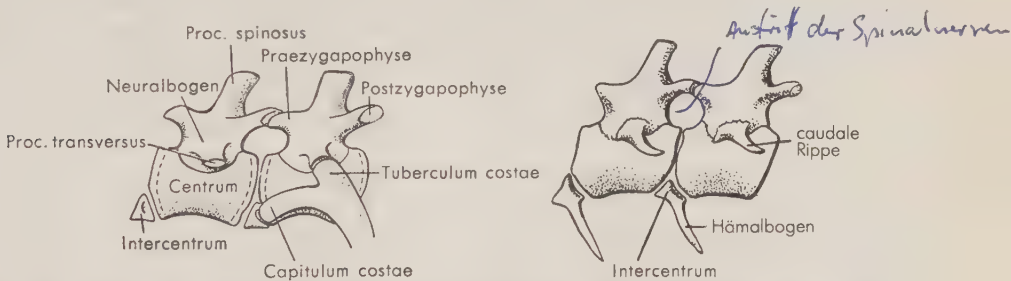


Abb. 114. Links: zwei Rumpfwirbel eines frühen generalisierten Reptils (Vorderende links); rechts: zwei Schwanzwirbel.

Hauptteil des Wirbels ist der im wesentlichen spulenförmig gestaltete *Wirbelkörper*, das *Centrum*, das funktionell die Chorda dorsalis ersetzt. Ursprünglich blieb die Chorda beim adulten Tier in stark rückgebildeter Form erhalten und durchbohrte die Mitte der Wirbelkörper. Doch ist dieser phyletisch alte Zustand bei fast allen Amnioten in der adulten Phase verschwunden. Bei den frühen Reptilien waren die Centra an beiden Enden ausgehöhlt, *amphicoeler* Typ (Abb. 115 A), und dieser Zustand blieb bei einigen Reptilien bewahrt. Gewöhnlich jedoch sind die Centra höher entwickelt und ihre Endflächen denen ihrer Nachbarn angepaßt (Abb. 115 B bis

¹⁵ Die große Zahl der nach der Besprechung der Hautknochen noch zu beschreibenden Knochen gehört zum Endoskelet. Seine Elemente liegen (im Gegensatz zum Exoskelet) im Körperinnern (Binnenskelet). Sie sind beim Embryo knorpelig vorgebildet und in der Mehrzahl dem „somatischen“ Skelet zuzurechnen. Im Gegensatz zu den Elementen des Visceralskelets werden sie aus Mesenchym mesodermaler Herkunft gebildet.

D). Centra mit abgeplatteten Endflächen bezeichnen wir als *acoel*; sind sie vorn konkav und hinten konvex gestaltet, sprechen wir von *procoel*, ist dagegen das Umgekehrte der Fall, so bezeichnen wir die Wirbel als *opisthocoel*. Bei einigen Reptilien sind im Rumpfbereich kleine *Intercentra* ventral zwischen die einander folgenden Centra eingeklebt. Bei Reptilien und Säugetieren bleiben sie im allgemeinen in der Schwanzwirbelsäule erhalten; hier tragen sie die *Hämbögen*, paarige Stäbe, die ventralwärts gerichtet sind, die caudalen Blutgefäße umschließen und sich davor zu einer Spina vereinigen, welche die caudalen Muskeln beider Seiten trennt.

Dorsal entspringt vom Centrum jederseits ein *Neuralbogen*, der das Rückenmark von lateral umscheidet. Die Lücken zwischen den einander folgenden Bögen, *Fora-*

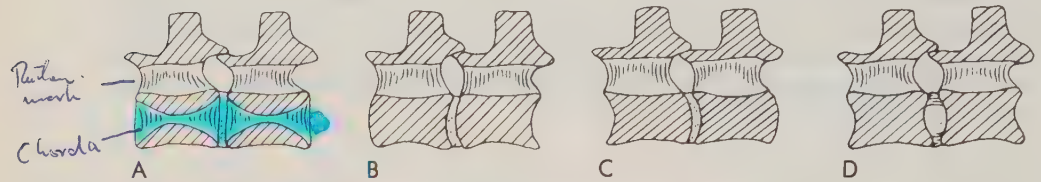


Abb. 115. Schematische Längsschnitte durch Wirbel mit verschieden gestalteten Centra (Vorderende links). A Primitiver amphicoealer Typ; bei der hier abgebildeten Form weisen die Wirbelkörper (Centra) eine Durchbohrung für die Chorda dorsalis auf; B opisthocoaler Typ; C procoealer Typ; D im wesentlichen acoealer Typ; die Centra sind allerdings leicht bikonkav und begrenzen so mit ihren Endflächen jeweils einen Raum für die Zwischenwirbelscheibe. (Nach GREGORY)

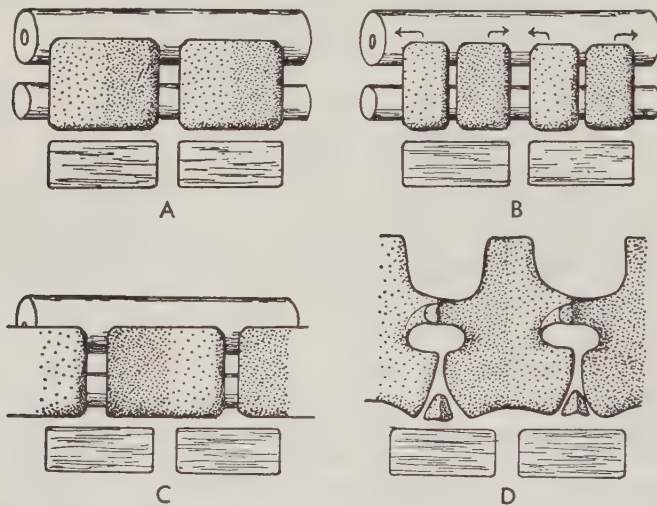


Abb. 116. Schematische Darstellung der Entstehung eines Amniotenwirbels aus dem Mesenchym zweier Sclerotome (Vorderende links). A Schematischer Vertikalschnitt der Sclerotome zweier Somiten; dahinter sind Neuralrohr und Chorda dorsalis angegeben, ein Teil der zu diesen Somiten gehörenden Muskulatur ist willkürlich darunter gezeichnet. In B haben sich die Sclerotome in eine vordere und eine hintere Hälfte gespalten. Sie weichen auseinander und sind in C mit den angrenzenden Hälften der benachbarten Sclerotome verschmolzen. Die vereinigten Sclerotomhälften stellen das Material dar, aus dem die aufeinanderfolgenden Wirbel gebildet werden. In D ist der doppelte Ursprung – aus Teilen zweier Segmente – eines adulten Wirbels durch unterschiedliche Punktierung angedeutet. Als Ergebnis dieses seltsam erscheinenden Entwicklungsvorganges liegt der fertige Wirbel (wie sich aus einem Vergleich mit den Muskelsegmenten ergibt) in einer intersegmentalen statt intrasegmentalen Position.

mina intervertebralia, geben Raum für den Durchtritt der Spinalnerven. Dorsal vom Rückenmark verschmelzen die beiden Bogen und bilden den *Processus spinosus*. An jeder Seite des Bogens ist lateral oft ein vorspringender *Processus transversus* für die Befestigung des Rippenhöckers vorhanden. Bei den Tetrapoden und bei einigen wenigen Fischen steht jedes Bogenpaar mit dem vorhergehenden und dem nachfolgenden über Gelenkfortsätze, *Zygapophysen*, in gelenkiger Verbindung. Die Gelenkflächen der vorderen Zygapophysen schauen einwärts und aufwärts. Sie treffen auf die entsprechenden Gelenkflächen des vorhergehenden Wirbels, die nach abwärts und auswärts gerichtet sind.

Bei der Besprechung der Mesodermdifferenzierung haben wir erwähnt, daß hierbei eine Mesenchymproliferation an der medialen Seite eines jeden Somiten auftritt – einer Zone, die wir als *Sclerotom* bezeichnen (Abb. 81, S. 139). Aus diesem Material werden die Wirbel gebildet. Man möchte annehmen, daß jeder Wirbel aus einem einzigen Sclerotom geformt wird, da die Zahl der Sclerotome mit der Zahl der Wirbel übereinstimmt. Dies ist jedoch – bei den Amnioten gleich welcher Evolutionsstufe – nicht der Fall. Jedes Sclerotom teilt sich intrasegmental in zwei Hälften, und jeder Wirbel wird durch die Vereinigung der einander benachbarten Hälften zweier aufeinander folgender Sclerotome gebildet (Abb. 116). Bei einiger Überlegung wird man einsehen, daß dieser zunächst seltsam erscheinende Entwicklungsprozeß logisch und funktionell notwendig ist. Die Rumpfmuskeln heften sich an den aufeinander folgenden Wirbeln und Rippen an. Sie sind primär segmental gegliedert, und infolgedessen ist es notwendig, daß die Skeletelemente, an denen sie befestigt sind, mit ihnen alternieren. Dies wird durch die Teilung der Sclerotome und die Neukombination der Sclerotomhälften erreicht. Die Wirbelgrenzen werden dadurch um eine halbe Segmenthöhe verschoben. Sie entstehen (bezogen auf die Muskelsegmente) gewissermaßen in einem intersegmentalen Niveau, in dem auch die Rippen liegen. Bei den Fischen stellt sich dieses Problem nicht. Die Mehrzahl der axialen Muskeln heftet sich nicht an den Wirbeln, sondern an den bindegewebigen Myocommata an (s. S. 263).

Wirbel der Anamnia

Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Neuralbogen bei den niederen Vertebratengruppen ist gut übersehbar (Abb. 117; 118). Typische Bogen sind bei den meisten Fischen und den Amphibien vorhanden. Bei den Chondrichthyes werden zusätzliche Elemente zwischen den Neuralbogen gebildet, und bei den Neunaugen sind in jedem Segment ein oder zwei Paar kleiner Bogen vorhanden. Bei den Schleimfischen fehlen Neuralbogen, lediglich im Schwanz sind in der Gegend der Neuralbogen kleine Knorpelchen nachweisbar. Hämalbogen, die denen der Amniota vergleichbar sind, treten bei den meisten niederen Vertebraten auf.

Die Geschichte des Wirbelkörpers ist dagegen viel komplizierter (Abb. 119)¹⁶. Die Cyclostomata besitzen keinerlei Centra – nur eine große, nicht eingeschnürte Chorda dorsalis. Sie können deshalb gewissermaßen nur „aus Gefälligkeit“ als „Wirbel“tiere angesehen werden. Bei den Haien (Abb. 117 A, B) sind die Centra kurze Zylinder, die hauptsächlich von konzentrischen Lagen häufig verkalkten Knorpels gebildet werden. Diese Schichten werden jedoch dorsal und ventral jederseits durch Knorpel, „keile“ unterbrochen, welche die Basis der Neuralbogen und der Hämalbogen (im Rumpfbereich durch die ventralen Rippen repräsentiert) bilden: *Basidorsale* und *Basiventrals*. Bei den Knochenfischen sind diese Bogenbasen bei jugendlichen Stadien als distinkte

¹⁶ Lange Zeit wurde weithin angenommen, daß ein Wirbel grundsätzlich aus vier Paar „Arcualia“ gebildet wird, die unterschiedlich zueinander angeordnet oder miteinander kombiniert sein können. Obwohl diese eingängige Theorie noch häufig in Lehrbüchern erwähnt wird, hat sie sich (leider!) als unhaltbar erwiesen.

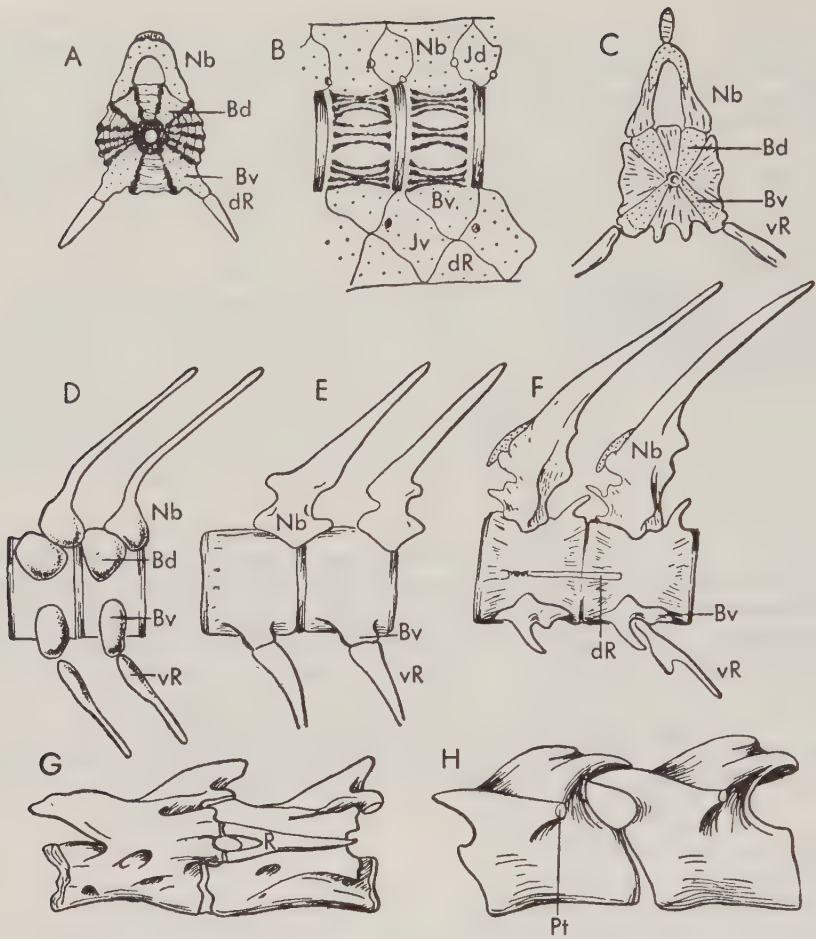


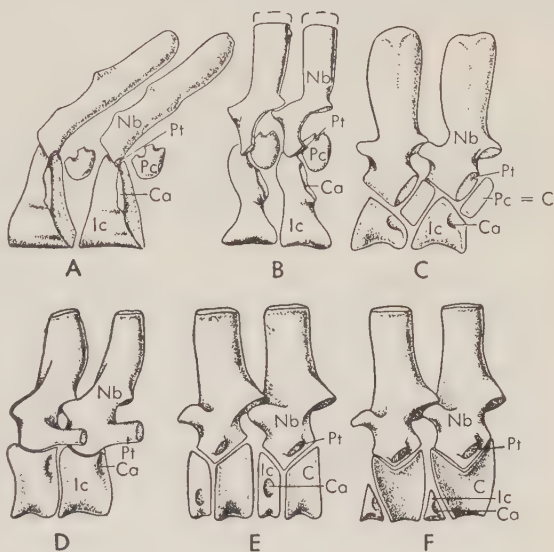
Abb. 117. A–F Rumpfwirbel der Fische. A Querschnitt durch einen Wirbel eines Selachiers, *Lamna* (Heringshai); die Bogenbasen schieben sich keilartig in das Centrum. Verkalkte Zonen: schwarz; B Lateralansicht zweier Segmente der Wirbelsäule des gleichen Haies. Die zwischen den Neuralbogen gelegenen Elemente ergänzen die Bogenabschnitte zu einem geschlossenen Rohr, welches das Rückenmark umhüllt; die mit den Basiventrals verbundenen Rippen der Selachier sind hier nach der alten, „klassischen“ Auffassung als „dorsale“ Rippen beschriftet, da sie im horizontalen Myoseptum liegen. Nach anderer (neuerer) Anschauung sind sie als „ventrale“ Rippen aufzufassen, da das horizontale Septum der Selachier ein Pseudohorizontalseptum darstellt. Eine endgültige Stellungnahme zu dieser Frage ist derzeit noch nicht möglich. Die Basidorsalia (Basen der Neuralbogen) setzen sich in die Bogenstücke (Neuralbogen) fort; C Querschnitt durch den Wirbel eines Teleosteers, *Esox* (Hecht). Der Aufbau des Wirbels ist dem der Selachier vergleichbar. Die von den Basiventrals ausgehenden Rippen stellen ventrale Rippen dar. (Sofern die Teleosteer – wie *Esox*, Abb. F – Dorsalrippen besitzen, sind diese rudimentär); D Seitenansicht zweier Wirbel einer jungen *Amia* (Schlammfisch). Basiventrals und Basidorsals sind vorhanden und vom eigentlichen Centrum deutlich abgesetzt; E Wirbel eines adulten Exemplars von *Amia*. Die Bogenbasen sind jeweils in das Centrum aufgenommen; F Seitenansicht zweier Wirbel von *Esox* (vgl. Abb. C); die Basiventrals sind deutlich abgegrenzt, die Basidorsalia (Bogenbasen) wie bei den Haien durch die Neuralbogen verdeckt; G Wirbel des Schwanzlurchs *Necturus* (Furchenmolch), der kurze Rippen besitzt; H zwei Wirbel eines Frosches. Abk.: Bd Basidorsale; Bv Basiventrals; dR „dorsale“ Rippe; Id Interdorsale; Iv Interventrals; Nb Neuralbogen; Pt Processus transversus; R. Rippe; vR ventrale Rippe. (Vornehmlich nach GOODRICH)

Bildungen vorhanden, bei gut verknöcherten Formen, wie *Amia* und den Teleosteen, vereinigen sie sich jedoch bis zur Reife mit dem restlichen Centrum (Abb. 117 C–F). Wenige Fische, so z. B. *Amia*, besitzen (ähnlich wie einige fossile Amphibien) im hinteren Körperabschnitt zwei Centra pro Segment. In der Entwicklungsreihe, die von den fossilen Formen zu den Landwirbeltieren führt, scheint die Ossifikation im Centrum auf die Bogenbasen konzentriert (Abb. 118). Bei den ancestralen Crossopterygiern und bei vielen der altertümlichen labyrinthodonten Amphibien finden wir einen Typ des Centrums, bei dem ein Paar kleiner, knöcherner *Pleurocentra* ziemlich dorsal, der Basis des Neuralbogens benachbart, liegt und wahrscheinlich die dorsalen Bogenbasen darstellt. Die vereinigten ventralen Bogenbasen der beiden Seiten bilden ein großes Skeletelement, das in der Seitenansicht keilförmig, in der Ansicht von vorn

Abb. 118. Phylogenetische Entwicklung der Wirbel von den Crossopterygiern zu den primitiven Tetrapoden und den Reptilien (Vorderseite links).

A Zwei Wirbel eines Crossopterygiens; das Hauptelement des Wirbelkörpers ist das große, in der Seitenansicht keilförmige Intercentrum, dessen craniale und caudale Endfläche halbmondförmig gestaltet sind. Dorsal liegen kleine, paarige Pleurocentra;

B Wirbel des primitivsten bisher bekannten Amphibientyps; ähnlicher Aufbau der Wirbel; C typische rhaichitome Wirbel der paläozoischen Labyrinthodontia; D stereospondyler Wirbeltyp der späten Labyrinthodontia; die Pleurocentra sind verschwunden, das Intercentrum bildet das gesamte Centrum; E embolomere Typ, der bei den ausgestorbenen Verwandten der Reptilien gefunden wurde; die Pleurocentra haben sich vergrößert und sind miteinander verschmolzen. Sie bilden ein vollständiges ringförmiges Centrum, die Intercentra eine ähnliche, aber dünnere Scheibe; F bei den Wirbeln der primitiven Reptilien haben sich (wie in Abb. E) die Pleurocentra ausgedehnt und bilden ein großes, echtes Centrum, während die Intercentra reduziert sind. Abk.: C Centrum; Ca Gelenkfläche für die Artikulation des Rippenköpfchens (Capitulum costae); Ic Intercentrum; Nb Neuralbogen; Pc Pleurocentrum; Pt Processus transversus am Neuralbogen, für die Verbindung mit dem Tuberculum der Rippe. (A u. B nach JARVIK)



oder hinten halbmondförmig erscheint. Diese Bildung dürfte mit dem kleinen Intercentrum identisch sein, das wir bei den Amnioten beschrieben haben. Wie in Abb. 118 und 119 angedeutet, wird bei den meisten der altertümlichen fossilen Labyrinthodontia das Intercentrum schließlich größer und ausgedehnter als das ganze Centrum. Andererseits unterliegt das Intercentrum in der zu den Reptilien führenden Entwicklungsreihe einer allmählichen Reduktion und ist bei den Amnioten von geringer Größe oder völlig rückgebildet. In der zu den höheren Vertebraten hinleitenden Formenreihe werden die beiden Pleurocentra vereinigt und vergrößern sich, um das echte Centrum der Amniotenwirbel zu bilden.

Leider können wir in den ansonsten so klar erscheinenden Entwicklungsgang der Tetrapodenwirbel die bei den modernen Amphibienordnungen beobachteten Verhält-

nisse nicht ohne weiteres einordnen (Abb. 117 G, H, S.180). Die Centra sind im wesentlichen einfache Zylinder (trotz gewisser Unregelmäßigkeiten der äußeren Form), an denen sich keinerlei Hinweise auf separate Elemente, die den Pleurocentra und Intercentra entsprechen würden, finden lassen. Bei Urodela und Gymnophiona verknöchern die Centra unmittelbar ohne nennenswerte vorherige Knorpelbildung. Bei den meisten Fröschen und Kröten bildet sich in unterschiedlichem Maße ein knorpeliges Centrum aus, doch entsteht der eigentliche Wirbelkörper durch Verknöcherung des perichordalen Gewebes von der Basis der Neuralbogen aus. Die Verhältnisse bei den rezenten Amphibien dürften sekundär vereinfacht sein.

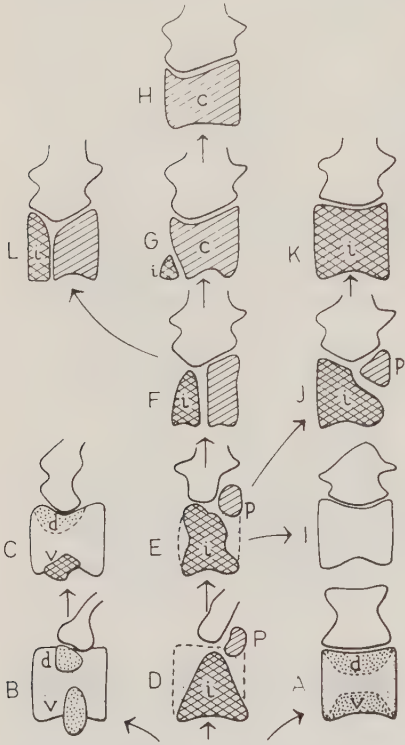


Abb. 119. Denkschema von der Evolution des Wirbelcentrums. Basidorsalia (d) und Basiventralia (v) sind die bei vielen Fischen aufgefundenen Teile des Centrums, die als Bogenbasen Neuralbogen und Hämälbogen bzw. ventrale Rippen abstützen. Bei den Crossopterygiern und vielen Tetrapoden werden die Bogenbasen durch Pleurocentra (p) und Intercentra (i) gebildet. Knorpel: fein punktiert; knorpelige Basidorsalia und Basiventralia: grob punktiert; Pleurocentra: schraffiert; Intercentra: kreuzschraffiert; nicht den Bogenbasen zugehöriger Teil der Ossifikationen des Centrums: weiß. Dargestellt sind jeweils die Bauelemente des Centrums und des Neuralbogens bzw. sein centrumnaher Abschnitt (weiß).

A Wirbel bei Haien. Die Bogenbasen sind in das knorpelige Centrum einbezogen; B Wirbel eines Embryos von *Amia* als Beispiel für die Ausgangssituation bei den Actinopterygiern. Die knorpeligen Bogenbasen (Basidorsale und Basiventrals) sind von dem restlichen knorpeligen Centrum getrennt; C Wirbel bei Teleosteiern. Das Centrum ist verknöchert. Die dorsale Bogenbasis ist in das Centrum aufgenommen, bei einigen Formen ist auch das Basiventrals inkorporiert; D Wirbel bei Crossopterygiern. Von einer solchen Ausbildungsstufe leiten sich wahrscheinlich die Wirbel der Tetrapoden ab. Ein großer Teil des Centrums ist noch knorpelig, jedoch ossifizieren kleine, paarige dorsale Bogenbasen als Pleurocentra. Die ventralen Elemente verschmelzen zu einem keilförmigen Intercentrum; E Wirbel bei

den ältesten bekannten Amphibien. Die Verhältnisse ähneln denen bei Crossopterygiern; F zum „Reptilienwirbel“ hinleitender Typ des Wirbels, wie er bei fossilen Labyrinthodontia gefunden wurde. Die Pleurocentra sind größer geworden und zu einem ringförmigen „echten“ Centrum verschmolzen; G Wirbel bei primitiven Reptilien. Das Centrum hat sich auf Kosten des Intercentrums vergrößert, das weitgehend reduziert ist; H Wirbel bei evolvierten Reptilien, bei Vögeln und Säugern. Das Intercentrum ist verschwunden. Das ganze Centrum entspricht den vergrößerten Pleurocentra; I Wirbel moderner Amphibien. Das Centrum verknöchert in Form einer Spule und läßt keine Bogenbasen erkennen; J Wirbel bei rhachitomen Labyrinthodontia. Das Intercentrum ist groß und keilförmig. Das Pleurocentrum ist klein geblieben; K Wirbel bei späten stereospondylen Labyrinthodontiern. Die Pleurocentra sind verschwunden. Das gesamte Centrum wird vom Intercentrum gebildet; L Wirbel bei ausgestorbenen embolomeren Labyrinthodontia. Sowohl Pleurocentra als auch Intercentrum bilden jeweils einen vollständigen Ring.

Regionale Verschiedenheiten der Wirbel

Bei den höheren Vertebraten lassen sich in der Längsrichtung der Wirbelsäule verschiedene Regionen unterscheiden, die durch Vorhandensein oder Fehlen von Rippen oder durch Änderungen im Charakter dieser Rippen abgrenzbar sind. Bei niederen Wirbeltieren können Rippen an jedem Wirbel – vom Hals bis zum Schwanz – lückenlos vorhanden sein, und wir können wenig mehr tun, als eine Reihe von Caudalwirbeln zu identifizieren, wo im Gegensatz zum Rumpfbereich typische Hämbögen ausgebildet sind. Bei den Landwirbeltieren wird durch die Befestigung

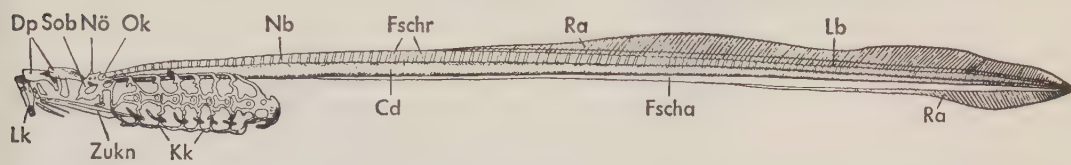
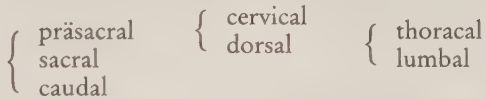


Abb. 120. Skelet von *Petromyzon* (Neunauge). Abk.: Cd Chorda dorsalis; Dp Deckplatten; Fscha Faserscheide um die Chorda dorsalis; Fschr Faserscheide um die Rückenmark; Kk Kiemenkorb; Lb Längsband, verbindet die Spitzen der Neuralbogen; Lk Lippenknorpel; Nb Neuralbogen; Nö Öffnungen der Nasenkapsel; Ok Ohrkapsel; Ra Radien des Flossensaums; Sob Subokularbogen und vertikale Spange III; Zukn Zungenknorpel. (Aus DEAN)

des Beckengürtels an der Wirbelsäule eine *Sacralregion* zwischen den *präsaclen* und den *caudalen* Wirbeln eingeschoben. Im Halsbereich der Tetrapoden sind (wie später erwähnt wird) die Halsrippen meist kurz, verschmolzen oder fehlen ganz. So läßt sich eine *Cervicalregion* von der *Dorsalregion* des Stammes abgrenzen. Im Rumpfbereich sind die hinteren Rippen kürzer, und bei den Mammalia fehlen sie hier völlig, so daß die dorsalen Wirbel in rippentragende *thoracale* und rippenfreie *lumbale* Wirbel unterteilt werden können. So ergibt sich, wenn wir den Stammbaum der Wirbeltiere aufwärts steigen, folgende Gliederung der Wirbelsäule:



Die Gesamtzahl der Wirbel ist bei den Fischen höchst variabel (Abb. 120–122); primitive Amphibien scheinen dagegen etwa 30 präsaclale Wirbel besessen zu haben (davon sieben Cervicalwirbel), einen einzigen Sacralwirbel und ein halbes Hundert oder mehr caudale Elemente. Unter den rezenten Amphibien kann bei den wurmförmigen Gymnophionen die Zahl der Wirbel bis 200 und mehr betragen, während andererseits Urodelen (Abb. 123) eine relativ kurze Wirbelsäule aufweisen und bei den typischen Fröschen nur neun Wirbel und ein stäbchenförmiges *Urostyl*, das die verschmolzenen Caudalwirbel repräsentiert, vorhanden sind. Primitive Reptilien (Abb. 124) hatten ungefähr 27 präsaclale Wirbel, in den meisten Fällen zwei Sacralwirbel und einen langen Schwanz. Innerhalb dieser Klasse besteht eine große Variabilität, wobei die Schlangen eine außerordentlich verlängerte Wirbelsäule besitzen. Ein eigenartiger Befund tritt uns an der Schwanzwirbelsäule von *Sphenodon* und verschiedenen Eidechsen entgegen. Hier liegt eine vorgebildete „Bruchstelle“ in der Mitte eines jeden Schwanzwirbels, an welcher der Schwanz abbrechen und von wo aus er, wenn auch in unvollkommener Weise, wieder regeneriert werden kann. Auch bei zwei Familien der Salamander ist die Möglichkeit vorgesehen, daß der Schwanz abbricht und wieder auswächst. Die „Bruchstelle“ liegt hier allerdings zwischen zwei Wirbeln an der Basis des Schwanzes.

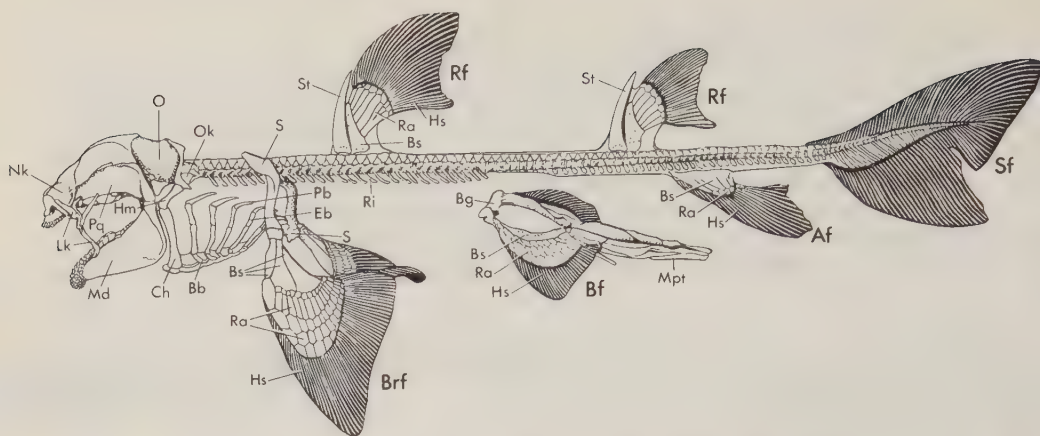


Abb. 121. Skelet eines Selachiers (*Cestracion*). Abk.: Af Analflosse; Bb Basibranchiale; Bf Bauchflosse; Bg Beckengürtel; Brf Brustflosse; Bs Basalia der Flossenradien; Ch Ceratohyale; Eb Epibranchiale; Hm Hyomandibulare; Hs „Horn“strahlen oder -fäden; Lk Lippenknorpel; Md Mandibulare; Mpt Mixopterygium = akzessorisches Kopulationsorgan; Nk Nasenkapsel; O Orbita; Ok Ohrkapsel; Pb Pharyngobranchiale; Pq Palatoquadratum; Ra Flossenradien; Rf Rückenflosse; Ri Rippen; S Elemente des Schultergürtels; Sf Schwanzflosse; St Stachel (verschmolzene Radien). (Nach DEAN)

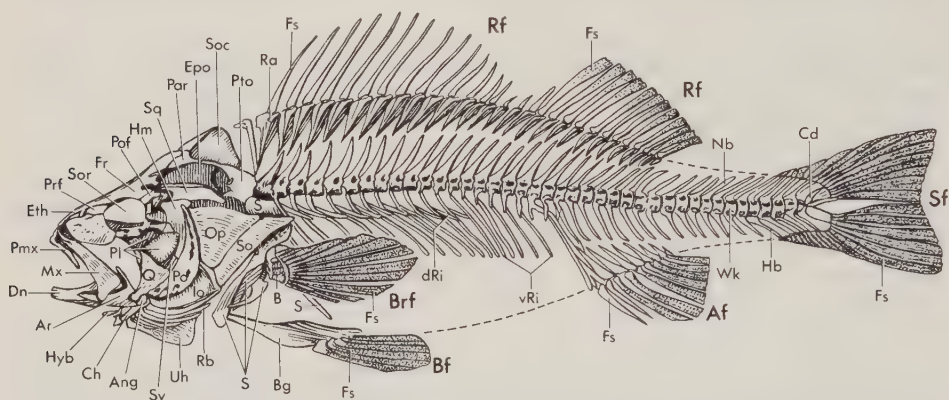


Abb. 122. Skelet eines Teleosteers (*Perca*). Bezeichnung und Deutung bestimmter Schädelemente weichen von der in Abb. 172, S. 234, gegebenen Darstellung z. T. ab, stellen jedoch eine der für die Teleosteer gebräuchlichen Interpretationen dar. Abb.: Af Analflosse; Ang Angular; Ar Articulare; B Basalia; Bf Bauchflosse; Bg Beckengürtel; Brf Brustflosse; Cd Chorda dorsalis; Ch Ceratohyale; Dn Dentale; dRi dorsale Rippen; Epo Epitoticum; Eth Ethmoid; Fr Frontale; Fs Flossenstrahlen; Hb Hämmalbogen; Hm Hyomandibulare; Hyb Hypobranchiale; Io Interoperculare; Mx Maxillare; Nb Neuralbogen; Op Operculare; Par Parietale; Pl, Pl', Pl'' Knochen der Palatinalregion; Pmx Praemaxillare; Po Praeoperculare; Pof Postfrontale; Prf Praefrontale; Pto Pteroticum; Q Quadratum; Ra Flossenradiale; Rb Radii branchiostegi; Rf Rückenflosse; S Elemente des Schultergürtels; Sf Schwanzflosse; So Suboperculare; Soc Supraoccipitale; Sor Suborbitalia; Sq Squamosum; Sy Symplecticum; Uh Urohyale; vRi ventrale Rippen; Wk Wirbelkörper (Centra). (Nach DEAN)

Bei einigen frühen säugerähnlichen Reptilien, so z. B. bei *Dimetrodon*, waren die Dornfortsätze der Wirbel enorm verlängert und trugen Seitensprosse. Sie stützten ein häutiges Segel, das vielleicht der Regulation der Körpertemperatur diente. An der großen Segelfläche konnte bei intensiver Durchblutung sowohl Wärme aufgenommen als auch abgestrahlt werden.

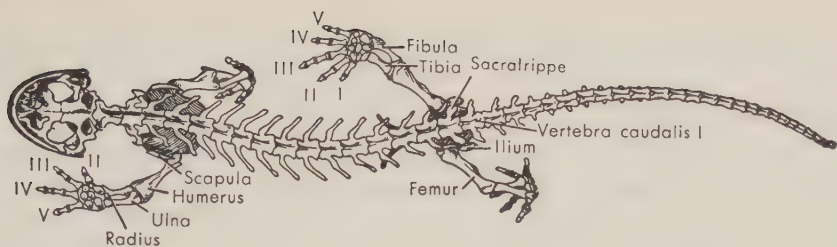


Abb. 123. Skelet eines Salamanders von dorsal. (Aus SCHAEFFER)

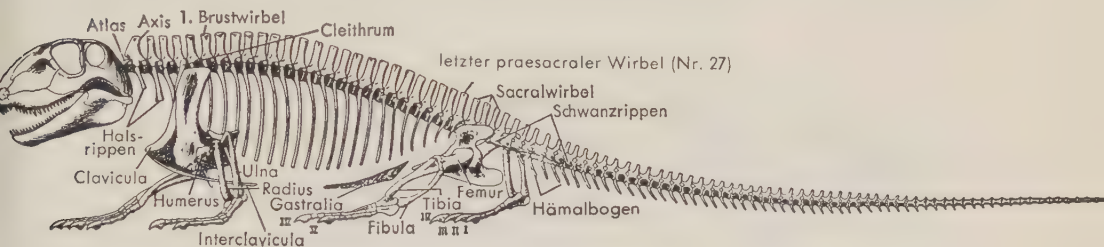


Abb. 124. Skelet eines generalisierten primitiven Reptils aus dem Perm, des Pelycosauriers *Haptodus*.

Bei den Vögeln ist die Cervicalregion eindeutig bestimmt (abgesehen von den Ratiten fehlen freie Halsrippen) und von unterschiedlicher Länge. Die Rumpfwirbel verschmelzen vielfach zu einem einheitlichen Skeletstück, dem *Notarium*, und der Sacralregion sind hintere Dorsalia und vordere Caudalia zugefügt, so daß ein verlängertes *Synsacrum* entsteht. Der kurze knöcherne Schwanz des Vogels endet in dem *Pygostyl*, das durch die Verschmelzung der letzten Schwanzwirbel zustande kommt. Am *Pygostyl* sind die Schwanzfedern befestigt.

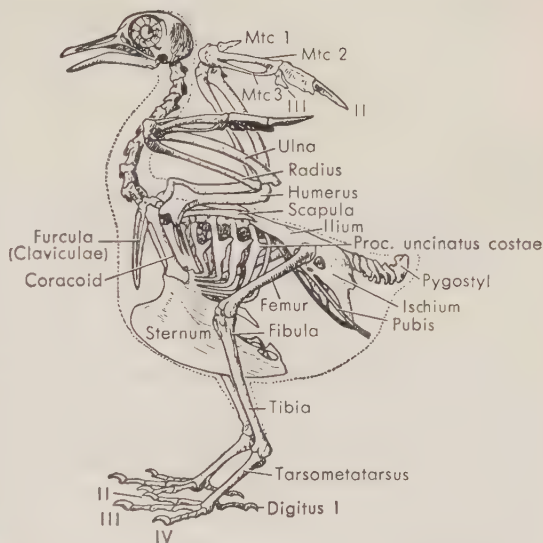


Abb. 125. Skelet eines Vogels (Taubе). Abk.: Mtc Metacarpale; römische Ziffern bezeichnen die Nummern der Finger und der Zehen. (Nach HEILMANN)

Bei den Säugern (Abb. 126) ist die Halswirbelsäule ziemlich einheitlich aus sieben Halswirbeln zusammengesetzt. Die Zahl der dorsalen Wirbel beträgt gewöhnlich 20 und ist bei vielen Säugerfamilien oder gar Ordnungen ziemlich stabil. Dagegen ist die Zahl der Rippen und damit das Verhältnis von thoracalem zu lumbalem Anteil der Wirbelsäule variabel. Im allgemeinen sind bei den Säugetieren drei bis fünf Sacralwirbel vorhanden. Der Schwanz der Säugetiere ist hinsichtlich seiner Länge und der Anzahl der Wirbel außerordentlich variabel. Bei Mensch und

Menschenaffen sind nur rudimentäre Reste einiger Steißwirbel vorhanden, einige wenige Säuger besitzen bis zu 50 Schwanzwirbel.

Atlas-Axis-Komplex

Bei den Fischen werden Kopf und Rumpf als Ganzes bewegt. Bei den Landwirbeltieren ist dagegen die unabhängige Bewegung des Kopfes wichtig, und gewöhnlich sind die ersten beiden Wirbel – *Atlas* und *Axis* – für diesen Zweck spezialisiert. Bei typischen Amphibien ist die Gelenkfläche am Hinterende des Schädels, der *Condylus*, in ein Paar rundliche Erhabenheiten zerlegt, eine auf jeder Seite. Der *Atlas* besitzt entsprechend zwei Gelenkpfannen, und der Kopf kann leicht auf und ab bewegt

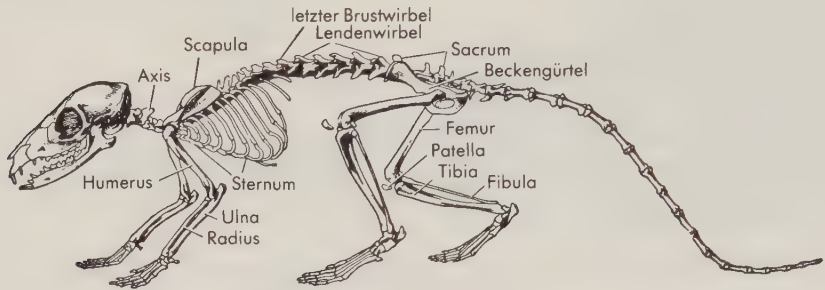


Abb. 126. Skelet eines generalisierten Säugers, *Tupaia* (Spitzhörnchen). (Nach GREGORY)

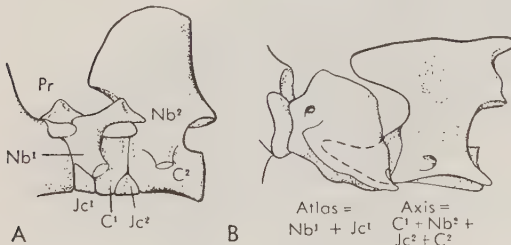


Abb. 127. Atlas-Axis-Komplex. A *Condylus occipitalis* und die ersten beiden Wirbel bei einem primitiven Reptil (*Ophiacodon*); B gleiche Region bei einem typischen Säuger; Fusion der einzelnen Wirbelelemente zu *Atlas* und *Axis*. Der *Proatlas* in A ist der Neuralbogen eines „verlorengegangenen“ Wirbels, dessen Centrum sich mit dem Occiput vereinigt hat. Die unterbrochene Linie in B umreißt die Kontur des *Dens axis* (C¹),

der sich in den ringförmig gestalteten *Atlas* hineingeschoben hat. Abk.: C¹, C² Centrum der ersten beiden Wirbel; Ic¹, Ic² Intercentrum; Nb² Neuralbogen; Pr *Proatlas*.

werden; die Möglichkeit zur Seitwärtsneigung ist gering. Bei den meisten Reptilien und Vögeln bleibt der *Condylus* einfach. *Atlas* und *Axis* (Abb. 127) sind jedoch modifiziert, um eine bessere und differenziertere Beweglichkeit des Schädels zu ermöglichen. Bei den Amnioten bilden Neuralbogen und Intercentrum des *Atlas* einen Ring (von der Besprechung spezieller Einzelheiten wollen wir hier absehen), auf dem sich der Kopf bis zu einem gewissen Grade drehen kann. Bei den Reptilien hat das Centrum des *Atlas* begonnen, sich vom *Atlas* zu lösen und mit dem *Axis* zu verbinden. Bei Vögeln und Säugetieren kommt es zu einer festen knöchernen Vereinigung. Das Centrum des *Atlas* bildet den *Dens* des *Axis* und liegt mit einer vorderen Gelenkfläche der Innenfläche des aus dem Intercentrum hervorgegangenen vorderen Abschnittes des *Atlas* an. Bei Rotationsbewegungen dreht sich der *Atlas* zusammen mit dem Kopf (die Säuger besitzen paarige *Condyli occipitales*) um den Zahn des zweiten Halswirbels. Der *Axis* hat im allgemeinen einen starken *Processus spinosus* für die Befestigung der Bänder, die den Kopf fixieren helfen.

Rippen

Die kräftigen segmentalen Rumpfmuskeln sind das Hauptlokomotionsorgan der Fische, das den Körper durch alternierende Kontraktionen und die dadurch hervorgerufenen wellenförmigen Bewegungen von Rumpf und Schwanz vorwärts treibt. Ihre Kraftentfaltung wirkt auf die bindegewebigen Septen zwischen den einander folgenden Muskelsegmenten – die *Myocommata*. Die Rippen, *Costae*, die in diesen Septen an den „strategischen“ Punkten entstanden sind, verbinden sich mit der Wirbelsäule und verhelfen den Muskelkontraktionen zu größerer Wirksamkeit. Bei den meisten Fischen wird jedes Muskelsegment durch ein längsverlaufendes horizontales Septum in einen dorsalen und einen ventralen Abschnitt unterteilt (Abb. 2 C, D, S. 8; 128). Ein Ort, an dem die Ausbildung der Rippen sinnvoll und verständlich erscheint, ist die

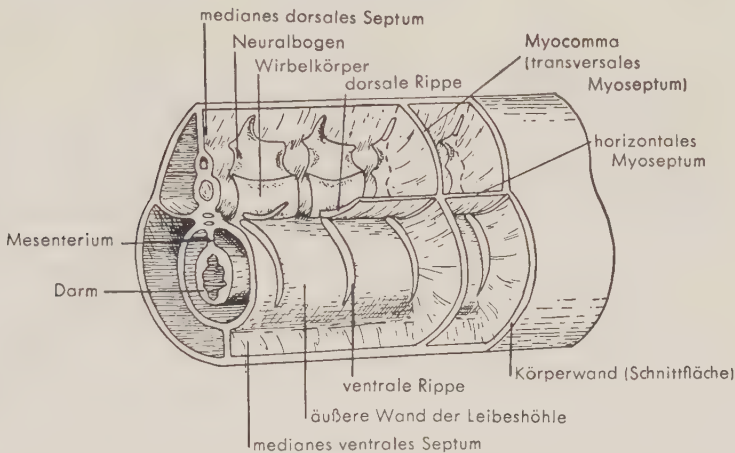


Abb. 128. Schematische Darstellung eines Rumpfabschnittes der Wirbeltiere zur Illustration des Bindegewebssystems und der Elemente des Axialskelets (Ansicht von links). Die äußere Körperwand und die Muskulatur zwischen den Septen sind teilweise entfernt. Die Wirbelelemente entwickeln sich in der Gewebsschicht, welche die Chorda dorsalis und das Rückenmark umgibt. Dorsale bzw. ventrale Rippen entstehen an der Stelle, an der die Myocommata (transversale Septen) das horizontale Myoseptum schneiden bzw. an die Coelomwand grenzen. (Nach GOODRICH)

Schnittstelle dieses Septums mit den zwischen den Muskelsegmenten gelegenen transversalen Septen, den Myocommata; bei einigen Fischen haben sich an dieser Stelle auch *dorsale Rippen* entwickelt, und die Rippen der Tetrapoden scheinen zu diesem Typus zu gehören. Eine zweite Lokalisationsstelle der Rippenbildung ist dort gelegen, wo die Myocommata die Coelomwand erreichen. Solche Rippen, die bei den Fischen allgemein verbreitet sind, jedoch bei den Tetrapoden fehlen, werden als *ventrale Rippen* bezeichnet. Am hinteren Ende des Rumpfes nähern sich bei Fischen die ventralen Rippen beider Seiten einander und bilden etwas weiter caudalwärts ein Paar V-förmig angeordneter Stäbe, die bereits als Hämbogen beschrieben wurden, auch bei Tetrapoden auftreten können und die mit den Caudalwirbeln in Verbindung stehen. Die Entwicklung der Rippen ist bei den Fischen sehr variabel. Sie fehlen bei Cyclostomen und sind bei den Haien kurz. Viele Knochenfische besitzen nur ventrale Rippen. Die Rippen werden knorpelig angelegt, verknöchern aber (die Knorpelfische ausgenommen) im allgemeinen ganz oder teilweise.

Bei den ancestralen Tetrapoden waren die Rippen – wie bei den Fischen – in ganzer Länge der Wirbelsäule, vom Atlas bis zu den Schwanzwirbeln, ausgebildet. Die

Halsrippen sind bei den generalisierten niederen Tetrapoden im Hinblick auf die Ausbildung eines beweglichen Halses verhältnismäßig kurz, die thoracalen Rippen dagegen die längsten des Körpers. Sie stehen im allgemeinen mit einem ventromedialen Skeletstück, dem Sternum, in Verbindung. Bei den primitiveren Tetrapoden sind kurze Lumbalrippen vorhanden. Ihnen folgen ein oder zwei Sacralrippen, welche die Wirbelsäule mit dem Beckengürtel verbinden. Jenseits des Beckens können kurze Rippen, die nach caudal zu immer kleiner werden, im basalen Bereich des Schwanzes vorhanden sein. Bei primitiven Tetrapoden waren die Rippen doppelköpfig. Sie besaßen ein *Capitulum* (bzw. *Caput*), das eigentliche Köpfchen, das sich bei frühen Formen dem Intercentrum anlegte, und ein *Tuberculum*, ein akzessorisches Köpf-

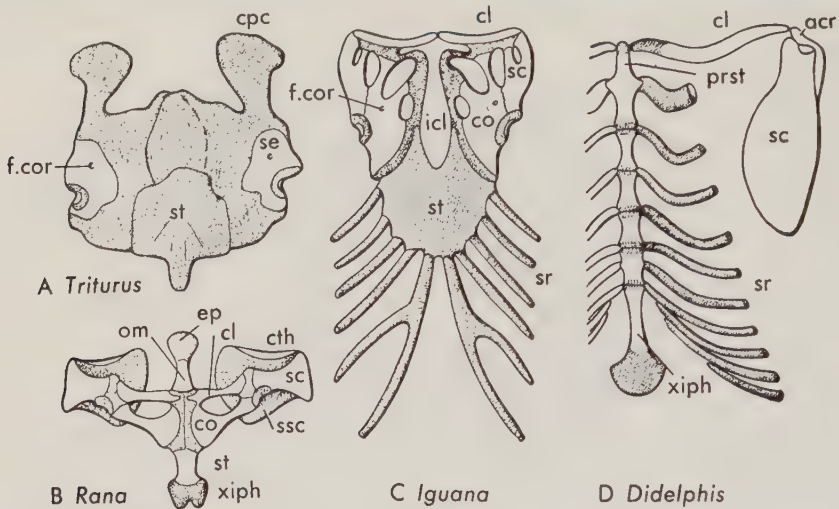


Abb. 129. Ventralansicht des Schultergürtels und Sternalapparates verschiedener Tetrapoden. (Vorderende oben, bezügl. der Seitenansicht dieser Skeletelemente sei auf Abb. 137, S. 198, und 138, S. 200, verwiesen). A Molch; B Frosch; C Leguan (Lacertilia); D Opossum (Mammalia). In A und B sind die nach dorsal gedrehten Scapulae nicht sichtbar. In A überdecken sich – wie die unterbrochenen Linien andeuten – die beiden knorpeligen Coracoidplatten. Abk.: acr Acromion; cl Clavicula; co Coracoid; cpc Cartilago procoracoidea; cth Cleithrum; ep Episternum; f. cor Foramen coracoideum; icl Interclavicula; om Omosternum; prst Praesternum; sc Scapula; sr sternale Rippen; ssc Suprascapula; st Sternum; xiph Xiphisternum. Knorpel: punktiert. (A, C und D nach PARKER)

chen, das mit dem Querfortsatz des Neuralbogens artikuliert (Abb. 114, S. 177). Caudalwärts näherten sich die beiden Köpfe, die Befestigung des Capitulum wanderte aufwärts und nach hinten auf den Processus transversus. Die Lumbalrippen, die massiven sacralen und die caudalen Rippen waren unbeweglich an der Wirbelsäule befestigt.

Viele Gruppen haben sich in mancherlei Hinsicht von diesen primitiven Verhältnissen entfernt. Bei den rezenten Amphibienordnungen erreichen die Rippen niemals das Sternum, bei den Urodelen sind sie stark rückgebildet und fehlen bei den Anuren von einer Sacralrippe abgesehen – vollständig. Bei den Reptilien sind die Rippen häufig einköpfig und können sich entweder mit dem Centrum oder mit dem Processus transversus verbinden. Bei den Schildkröten ist die Zahl der Rippen reduziert. Acht Rippen sind fest mit dem Carapax verschmolzen. Bei den Schlangen sind die Rippen hoch entwickelt und – in Verbindung mit der Rumpfmuskulatur und den ventralen Schuppen – von besonderer Bedeutung für die Lokomotion. Bei den Vögeln haben

sich die Cervicalrippen mit den Wirbeln vereinigt (Abb. 125). Freie Rippen sind auf die kurze Thoracalregion beschränkt, und der Beckengürtel kann durch sacrale Rippen gestützt werden. Bei den Säugern stehen Rippen mit allen Brustwirbeln in Verbindung und kennzeichnen die Thoracalregion. Die meisten Rippen erreichen das Sternum mit einem knorpeligen Rippenabschnitt. Die kürzeren, hinteren Rippen, *Costae fluctuantes*, stehen nur indirekt mit dem Brustbein in Verbindung, indem sie sich jeweils an den Rippenknorpel der vorhergehenden Rippe anlegen, oder enden frei in der Brustwand (Abb. 126). Beim Embryo treten in der Cervicalregion rudimentäre Halsrippen auf, die sich im adulten Stadium mit den Wirbeln vereinigt haben. Im Lendenbereich ist das Baumaterial der Rippen ebenfalls mit den Wirbelquerfortsätzen verschmolzen, so daß kräftige *Processus costarii* entstehen. Im Schwanzbereich werden bei den Säugetieren keine Rippen ausgebildet.

Sternum

Das Brustbein, *Sternum* (Abb. 129 B, E, F; 138, S. 200), bildet in dem generalisierten Zustand, den wir bei vielen Reptilien beobachten, einen ventral gelegenen, schildförmigen Knorpel, der kopfwärts mit dem Schultergürtel und hinten seitwärts mit den ventralen Enden der Brustrippen artikuliert, so daß die Brusteingeweide durch den knöchernen Brustkorb, *Thorax*, vollständig umschlossen werden. Bei den Fischen fehlt ein Sternum. Bei den rezenten Anuren und Urodelen ist es zwar vorhanden, steht aber nicht mit Rippen in Verbindung. Bei Fröschen ist es häufig stabförmig. Mit der Reduktion der freien Gliedmaßen und des Extremitätengürtels verschwindet das Sternum bei apoden Amphibien und Schlangen. Bei den Schildkröten hängt sein Fehlen mit der Ausbildung des Plastrons zusammen.

Bei den Vögeln ist das Sternum für die Anheftung der mächtigen Brustmuskeln, die für das Fliegen von Bedeutung sind, außerordentlich vergrößert und besitzt – ausgenommen bei den flugunfähigen Straußenvögel – einen gewaltigen ventralen Kiel für die zusätzliche Anheftung von Muskeln. Das typische Säugersternum ist ein länglicher, gegliederter Stab, an dem die Rippen an den „Knoten“ angeheftet sind.

Neurocranium

Das knorpelige oder ersatzknöcherne Neurocranium bildet das vordere Ende des axialen Skelets, das hier im Hinblick auf das große Gehirn und die speziellen Sinnesorgane stark modifiziert ist. Bei den meisten Wirbeltieren ist der Hirnschädel mit dermalen und visceralen Skeletelementen verschmolzen, so daß der definitive Schädel aus Skeletteilen verschiedener Herkunft besteht. Bei den Selachiern und den Cyclostomen bildet das Neurocranium ein selbständiges Ganzes, da hier ja Deckknochen fehlen – wahrscheinlich ein sekundärer Zustand. Das knorpelige Neurocranium der Haie (Abb. 130) zeigt einen Aufbau, der sich – mit Variationen – bei vielen anderen niederen Vertebraten wiederholt (wenngleich hier der Hirnschädel gewöhnlich – zumindest zum Teil – verknöchert ist). In modifizierter Form wird der gleiche Bauplan auch vom Schädel selbst der höchsten Wirbeltiergruppen repräsentiert.

Der hinterste Abschnitt des Neurocraniums der Haie ist relativ schmal. Durch eine mediane Öffnung, das *Foramen occipitale magnum*, tritt das Rückenmark in den Schädel ein. Darunter liegt der *Condylus occipitalis*, der an das Centrum des 1. Wirbels grenzt. Nach vorn wird der Hirnschädel breiter. Hier sind jederseits die Ohrkapseln eingefügt, die das Innenohr umschließen. Weiter vorn nimmt die Schädelbreite wieder ab, um die Bildung der Augenhöhlen, Orbitae, zu ermöglichen, welche die Augäpfel enthalten. Eine im Schädelinneren an der Basis gelegene mediane Vertiefung nimmt die Hypophyse auf. Am Rostralende verbreitert sich der Hirnschädel wieder und

endigt im *Rostrum*. Jederseits davon liegt eine *Nasenkapsel*, die das Riechorgan beherbergt. Das Neurocranium besitzt zahlreiche Öffnungen, *Foramina*, für die Hirnnerven und Blutgefäße, wie aus Abb. 130 ersichtlich ist. An der Oberseite des Hirnschädels münden bei den Elasmobranchiern (nicht aber bei den anderen Grup-

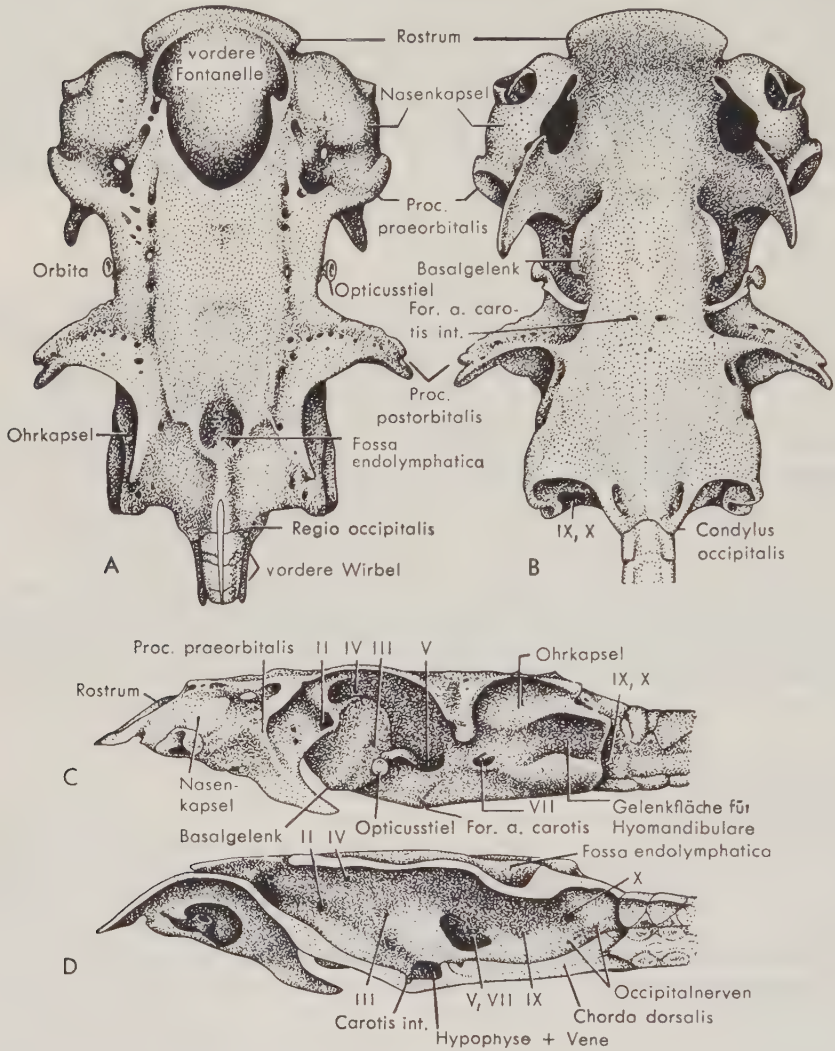


Abb. 130. Neurocranium des Haies *Chlamydoselache*. A Dorsal-, B Ventral- und C Lateralansicht; D Sagittalschnitt. Die römischen Zahlen geben die Austrittsstellen der entsprechenden Hirnnerven an. (Nach ALLIS)

pen) die Endolymphgänge des Innenohrs (s. Kap. 15) nach außen, und ventral tritt jederseits die A. carotis interna ein, die das Gehirn mit Blut versorgt. Ein besonderes Element des Kiemenbogenskelets, das die Kiefer am Hirnschädel abstützt, das Hyomandibulare, ist mit der Außenseite der Ohrregion beweglich verbunden. Ebenso stehen die Kieferknorpel mit dem Neurocranium in gelenkigem Kontakt (Abb. 165, S. 223). Die übliche Befestigung der Kiefer bei den evoluierten Haien besteht darin,

daß das Palatoquadratum (Oberkieferknorpel) vorn locker mit der Unterfläche des Hirnschädels verbunden ist, während es hinten durch Vermittlung des Hyomandibulare nur indirekt mit dem Neurocranium in Verbindung steht. (Wir bezeichnen eine solche Befestigung über das Hyomandibulare als *Hyostylie*.) Bei primitiven Haien ist ein zusätzlicher Gelenkkontakt hinter der Orbita vorhanden (*Amphistylie*). Bei höheren Fischen und primitiven Landwirbeltieren wird die letztgenannte Verbindung rückgebildet oder geht völlig verloren. Statt dessen tritt hier ein kräftiges *Basipterygoidgelenk* auf, das Palatoquadratum und Skeletelemente des Munddaches mit der Basis des Hirnschädels in der Orbitotemporalregion verbindet (Abb. 131E; 166, S. 226; 167, S. 227; 175, S. 236).

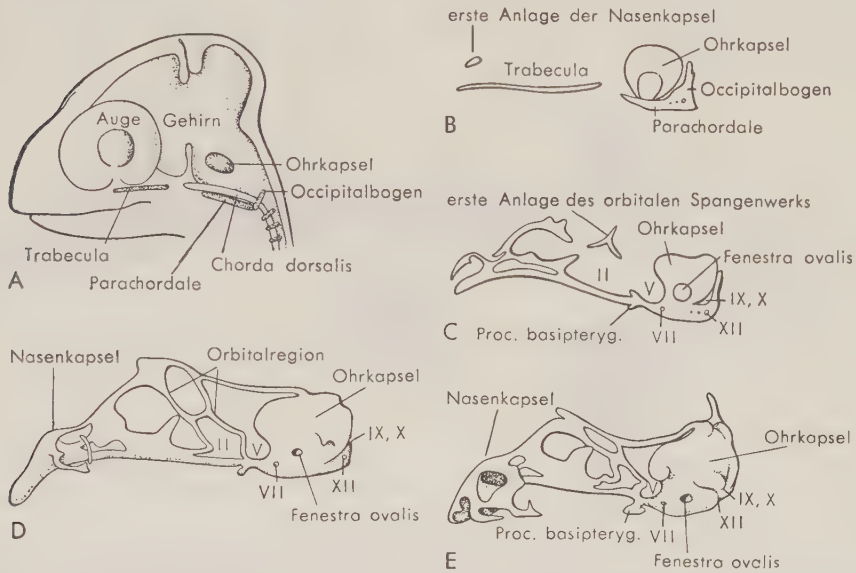


Abb. 131. Stadien der Embryonalentwicklung des Neurocraniums einer Eidechse. In A sind zur besseren Orientierung die Umrisse von Kopf, Gehirn und Chorda dorsalis angegeben. A zeigt das jüngste, E das älteste Stadium. Als Hauptabschnitte des knorpeligen Neurocraniums entwickeln sich zunächst die Trabeculae, die Parachordalia und die Occipitalbogen (= Occipitalpfeiler), die Nasenkapsel erscheint später. Ein wesentlicher Teil der weiteren Entwicklung besteht in einem Wachstum und einer Verschmelzung dieser Elemente. Bei der Eidechse entsteht in der Orbitalregion ein kompliziertes Spangenwerk an Stelle einer soliden Platte. Die Austrittsstellen der Hirnnerven sind durch römische Zahlen bezeichnet. (Nach DE BEER)

Beim Wirbeltierembryo (Abb. 131; 132) sind Gehirn und Chorda dorsalis, die sich nach vorn bis zur Hypophysenregion ausdehnt, bereits weit in der Entwicklung fortgeschritten, ehe Skeletstrukturen entstehen. Als erste Anlage des knorpeligen Hirnschädels bilden sich die paarigen *Parachordalia*, die jederseits der Chorda dorsalis unter dem Hirnstamm liegen, und weiter rostralwärts die bei den meisten Vertebraten paarigen, bei den Mammalia als einheitlicher Knorpelstab auftretenden *Trabeculae*. Seitlich und oberhalb der Parachordalia entwickelt sich die *Ohrkapsel* als Knorpelschale um das Innenohr. Hinter der Ohrkapsel formen ein oder mehrere Occipitalwirbel den *Occipitalbogen* (= *Occipitalpfeiler*). Vor der Ohrkapsel, zwischen den Orbitae, kann jederseits eine *Orbitalplatte* oder statt dessen ein Spangenwerk von Knorpelstäben gebildet werden. Am Vorderende des Neurocraniums entstehen alsbald die *Nasenkapseln*. Die genannten Bauteile verschmelzen miteinander und bilden schließ-

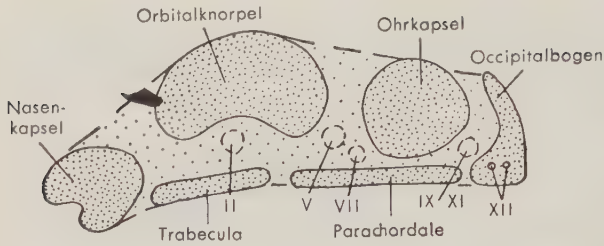


Abb. 132. Schematische Darstellung der Hauptbauteile des embryonalen Hirnschädels. Trabeculae und Parachordalia sind die wichtigsten basalen Knorpelstücke, zu denen caudal die Occipitalbogen (= Occipitalpfeiler) hinzukommen. Ohrkapsel, Nasenkapsel und Lamina orbitalis treten gewöhnlich etwas später auf. (Die Orbitalplatte besteht – wie in Abb. 131 – häufig nur aus einem Spangenwerk.) Die genannten primären Knorpel Elemente werden später knorpelig verbunden, doch bleiben Lücken für den Durchtritt von Nerven und Gefäßen.

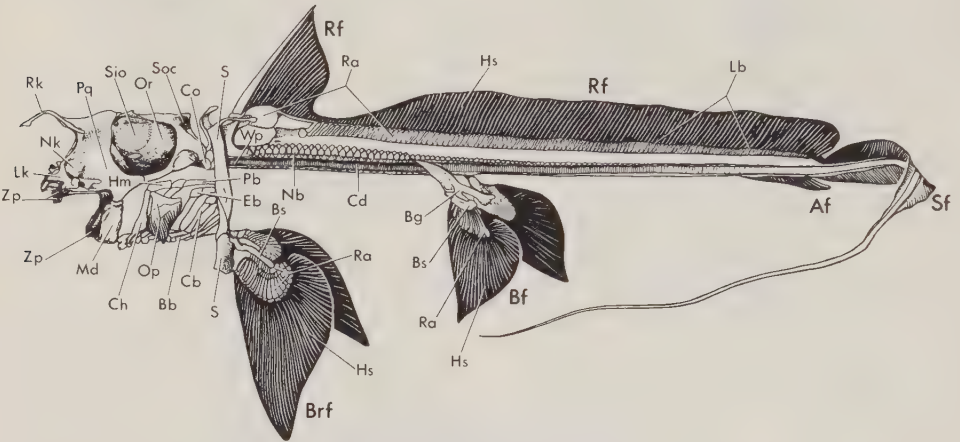


Abb. 133. Skelet einer weiblichen Chimäre. Abk.: Af Analflosse; Bb Basibranchiale; Bf Bauchflosse; Bg Beckengürtel; Brf Brustflosse; Bs Basalia der Flossenradialen; Cb Ceratobranchiale; Cd Chorda dorsalis; Ch Ceratohyale; Co Condylus occipitalis; Eb Epibranchiale; Hm Hyomandibulare; Hs „Horn“strahlen oder -fäden; Lb Längsband, verbindet die dorsalen Flossenradialen; Lk „Lippen“knorpel; Md Mandibulare (Meckelscher Knorpel); Nb Neuralbogen; Nk Nasenkapsel; Op Opercularknorpel; Or Orbita; Pb Pharyngobranchiale; Pq Palatoquadratum, mit dem Neurocranium fest verbunden; Ra Flossenradialen; Rf Rückenflosse mit Stachel; Rk Rostralknorpel; S Elemente des Schultergürtels; Sf Schwanzflosse; Sio Septum interorbitale; Soc Supraoccipitale; Wp Wirbelplatte, entstanden aus der Vereinigung vorderer Wirbel; Zp Zahnplatten. (Nach DEAN)

lich den adulten Hirnschädel; doch lassen sie zwischen den ursprünglichen Baueinheiten Durchtrittsstellen für die verschiedenen Nerven und Gefäße frei, die in den Schädel ein- oder aus dem Schädel austreten. Bei den Cyclostomen ist das Neurocranium in hohem Maße abweichend gestaltet (Abb. 162 A, S. 220). Der kurze, hohe Hirnschädel der Chimären (Abb. 133) weist eine erwähnenswerte Spezialisierung auf, indem das Palatoquadratum mit dem Neurocranium fest vereinigt ist (*Autostylie*). Die gleiche Besonderheit wiederholt sich bei den Lungenfischen und – in modifizierter Form – bei verschiedenen Tetrapoden.

Mediane Flossen

Bei primitiven wasserlebenden Vertebraten ist die Körperform im allgemeinen etwa spindelförmig, mit einer seitlichen Abplattung, die besonders am Hinterende hervor-

tritt. Die Abplattung hängt mit der Lokomotionsweise zusammen; denn die Vorwärtsbewegung wird durch Schlängelbewegungen des Körpers hervorgerufen, die durch die axiale Muskulatur erzeugt werden (Abb. 134 A). Alternierende Krümmungen, die nacheinander jeweils auf der entgegengesetzten Seite ausgelöst werden, verlaufen entlang von Rumpf und Schwanz nach hinten. Sie erzeugen, vor allem durch die Wirkung der verbreiterten *Schwanzflosse* am Hinterende des Körpers, einen Rückstoß, der den Körper vorwärts treibt.

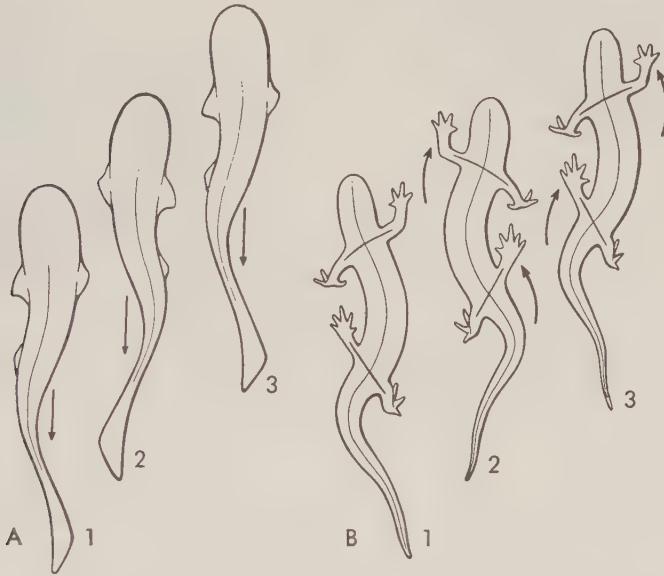


Abb. 134. A Schwimmbewegungen eines Fisches (von dorsal). Die Vorwärtsbewegung erfolgt nach dem Rückstoßprinzip. Der Rückstoß wird durch einander folgende, gleich einer Welle über Rumpf und Schwanz ablaufende Krümmungen des Körpers ausgelöst (Schlängelbewegung). Die Kontraktionswelle, die in 1 den Rückstoß hervorruft (durch Pfeil angedeutet), ist in 2 über den Schwanz abgelaufen und wird von einer neuen Krümmungswelle auf der anderen Körperseite gefolgt, deren Rückstoß den Fisch in Position 3 bringt; B Lokomotion eines Salamanders in der Ansicht von dorsal. Obwohl Extremitäten vorhanden sind, erfolgt ein großer Teil der Vorwärtsbewegung noch durch Schlängelbewegungen des Körpers. In Position 1 sind rechter Vorder- und linker Hinterfuß auf dem Boden aufgesetzt, linker Vorder- und rechter Hinterfuß erhoben. Der Körper wird nunmehr (2) durch eine schwunghafte Drehung jeweils um die auf verschiedenen Körperseiten gelegenen Unterstützungspunkte (rechter Vorder-, linker Hinterfuß) herumgeführt (Schlängelbewegung), so daß der erhobene linke Vorder- und der rechte Hinterfuß nach vorwärts gebracht werden (wie die Pfeile angeben). Sobald sie auf dem Boden aufgesetzt sind, wirken sie als Stützpunkte, um die eine umgekehrt gerichtete Körperdrehung erfolgt (3), die wiederum das entgegengesetzte Fußpaar nach vorne bringt.

Ohne die Stabilisierungs- und Steuerhilfe anderer (als der caudalen) Flossen würde die Vorwärtsbewegung ziemlich unregelmäßig sein (wie jene der Kaulquappen). Zur caudalen Flosse treten deshalb weitere mediane Flossen, und zwar dorsal gewöhnlich ein oder zwei *Rückenflossen* und ventral hinter dem Anus eine *Analflosse*. Das Skelet der medianen Flossen wird in dem dorsomedianen Septum gebildet, in dem die Processus spinosi liegen, und ist im Schwanzbereich zum Teil in das ventrale Septum eingelagert, in dem die Hämalbogen auftreten. In der Schwanzflosse können Neural- und Hämalbogen selbst zur Stützung der Flossen beitragen (Abb. 135), und bei den

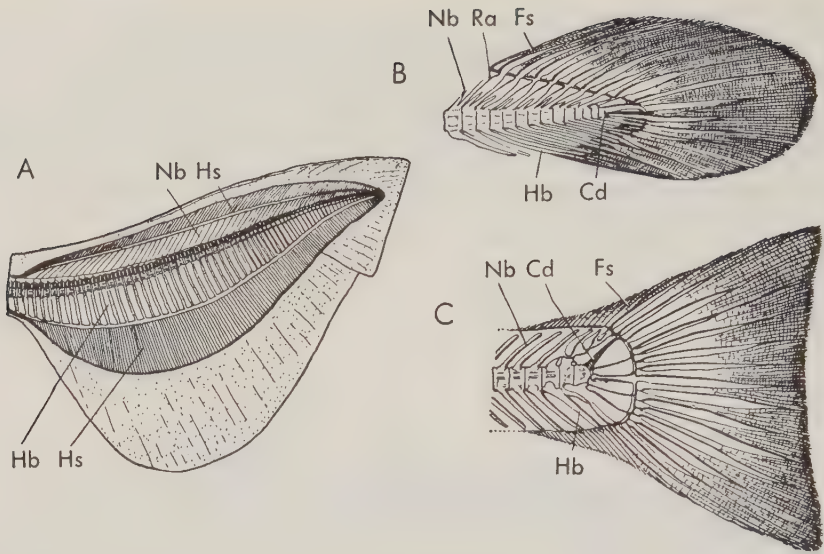


Abb. 135. Schwanzflossen. A Heterocerker Flossentyp der Haie, Störe und Löffelstöre; B diphyrcerke Schwanzflosse von *Polypterus*; C homocerker Typ der Teleosteer. Abk.: Cd Chorda dorsalis; Fs Flossenstrahlen; Hb Hämalbogen; Hs „Horn“-strahlen oder -fäden; Nb Neuralbogen; Ra Radien der Schwanzflosse. (Aus DEAN)

Teleosteen vergrößern sich die letzten Hämalbogen zu den *Hypuralia*. Bei den Rückenflossen und der Analflosse fehlt eine solche direkte Unterstützung. Die Flossen werden durch *Radialia* (die manchmal in zwei Reihen angeordnet sind) versteift. Sie können an ihrer Basis mit den Neural- oder den Hämalbogen artikulieren, sind aber oft durch einen Zwischenraum von ihnen getrennt (Abb. 121 u. 122, S. 184; 133, S. 192). Ursprünglich dürften sich die *Radialia* bis in die Flossen ausgehnt haben, wie dies heute noch bei den Haien der Fall ist. Bei den Actinopterygiern jedoch erstrecken sie sich kaum bis in die freie Flosse, die hauptsächlich durch knöcherne Flossenstrahlen, *Lepidotrichia* (s. S. 175), gestützt wird. Bei zahlreichen Haien und bei den Chimären tragen die medianen Flossen vorn Stacheln, die als Wasserschneider wirken, und Stacheln waren auch an Rücken- und Analflossen der fossilen Acanthodier vorhanden (Abb. 27, S. 59). Bei einigen niederen Ostracodermen (Abb. 21, S. 52) finden wir Reihen dorsaler Stacheln, die als Stabilisatoren wirken, und es ist möglich, daß sich aus solchen Stacheln die medianen Flossen stammesgeschichtlich entwickelten.

Die Schwanzflossen treten bei den Fischen in dreierlei Typen auf: Der *heterocercus* Flossentyp ist uns von den Haien vertraut (Abb. 23, S. 55; 24 A, C, S. 56; 121, S. 184; 135 A). Die hintere Spitze des Körpers ist nach dorsal aufgebogen, und der größte Teil der Flosse entwickelt sich auf der Ventralseite des Axialskelets. Diese Schwanzform ist bei vielen Placodermen (Abb. 22, S. 53) ausgebildet und tritt ebenso bei allen älteren Knochenfischen auf (Abb. 29 A, S. 61; 30 A, S. 62; 32 A, S. 64). Sie hat sich bis heute unter den Osteichthyes nur bei den Stören und den Löffelstören erhalten (Abb. 33, S. 65). Die Dominanz dieses Types der Schwanzflosse bei so vielen primitiven und altzeitlichen Fischen berechtigt zu dem Schluß, daß dies der ancestrale Typus aller kiefertragenden Fischgruppen ist. Der einzige Rivale hinsichtlich der Altertümlichkeit ist der umgekehrte Typus, die *hypocercus* Flosse, die wir bei einigen Ostracodermen (Abb. 18 B, C, S. 49; 21 A, S. 52) beobachten und die bei larvalen Neunaugen auftritt.

Beim *diphycerken* (protocerken) Flosstyp setzt sich die Körperachse gerade bis in die Schwanzspitze fort, wobei die Schwanzflosse nach oben und unten symmetrisch ausgebildet ist. Gute Beispiele hierfür sind *Polypterus* und die lebenden Lungenfische sowie die *Coelacanth*en (Abb. 29 B, S. 61; 30 B, S. 62; 32 B, S. 64; 135 B). Auf den ersten Blick würde man eine derartige Anordnung als den wirklich primitiven Typus der Schwanzflosse ansehen. Doch läßt sich fast in jedem Fall beweisen, daß diese symmetrische Flosse von einem heterocerken Typ abgeleitet ist. Sowohl *Polypterus* als auch die heutigen Lungenfische kommen von paläozoischen Ahnformen mit heterocerken Schwanz. Viele Crossopterygier einschließlich der lebenden Formen bildeten symmetrische Schwanzflossen aus, doch offenbaren die primitiven Glieder dieser Gruppe den heterocerken Typus. Rochen, Engelhaie und Chimären haben im allgemeinen eine schlanke, eher peitschenförmige, symmetrisch gebaute Schwanzflosse (Abb. 24 D, S. 56; 25 B, S. 57), doch sind Zwischenstadien bekannt, die sie mit heterocerken Typen verbinden.

Polypterus
= Floss-
= Floss-
= Floss-

Der dritte Haupttyp, die *homocerke* Flosse, ist charakteristisch für die heute herrschende Fischgruppe, die *Teleostei* (Abb. 36, S. 68; 37, S. 69; 122, S. 184; 135 C). Sie erscheint äußerlich symmetrisch. Bei der Präparation zeigt sich jedoch die Wirbelsäule, die bis zur Flossenbasis reicht, an der Spitze stark nach aufwärts gebogen. Die Flossenplatte ist eine rein ventrale Bildung. Unter fossilen und rezenten Actinopterygiern ist eine ganze Reihe von Formen bekannt, welche die Ableitung dieser Flosse von einem heterocerken Typ der ancestralen Strahlflosser zeigt. Zwischenformen sind unter den Holostei vertreten (z. B. *Lepisosteus* und *Amia*, Abb. 34, S. 66). Bei diesen Fischen ist der Schwanz äußerlich fast symmetrisch, zeigt aber in seinem Innenbau eindeutig, daß er durch eine Verkürzung der aufgebogenen Achse aus einem heterocerken Typ hervorgegangen ist.

Bei den Tetrapoden scheint, mit Ausnahme einiger weniger, sehr primitiver fossiler Amphibien, die ursprüngliche mediane Flossenstruktur der Fische völlig aufgegeben. Selbst beim Schwanz der Kaulquappen oder der Schwanzlurche, der wie bei den Fischen zum Schwimmen dient, fehlt die bei ihren Fischvorfahren vorhandene Skeletstütze. Zahlreiche Tetrapoden sind zu einer aquatilen Lebensweise zurückgekehrt, aber häufig wirken – wie bei Seehunden, Schildkröten und den ausgestorbenen Plesiosauriern – die Gliedmaßen und viel weniger der Schwanz als Fortbewegungsorgan. Unter den Säugern besitzen Cetaceen und Seekühe eine Art „Schwanzflosse“, aber diese besteht aus einer horizontal ausgebreiteten Fluke und ist der Schwanzflosse der Fische nicht näher vergleichbar. Die ausgestorbenen Ichthyosaurier haben am ehesten eine fischähnliche Schwanzform *wiederentwickelt*, die vertikal gestellt ist und durch das Achsenskelet gestützt wird. Ihr Schwanz ist eher dem hypocerken Typus zuzurechnen.

Heterotopische Skeletelemente

Das normale Skeletgewebe stammt aus dem embryonalen Bindegewebe, und es ist daher nicht überraschend, daß hie und da unter den verschiedenen Wirbeltiertypen an Stellen Knorpel- oder Knorpelgewebe gebildet wird, wo normalerweise Bindegewebe vorhanden ist. Kleine Knochen – *Sesambeine* – können sich im Verlauf der Sehnen entwickeln, und die Kniescheibe der Säugtiere ist ein Beispiel für ein derartiges, „übergroß gewordenes“ Element. Knochen



Abb. 136. Baculum eines Otters

können sich u. a. in den Augenlidern der Krokodile, im Herzskelet der Hirsche und Boviden, beim Schwein, Pferd, Elefant usw., in der verlängerten Schnauzenregion

einiger Säuger¹⁷ und in der zur Grabschaufel umgewandelten Hand der Maulwürfe als zusätzlicher Fingerstrahl entwickeln. Weitere bekannte Beispiele bilden der knöcherne Skleralring vieler Fische, der Stegocephalen, Reptilien und Vögel sowie das *Baculum* (Os penis, Abb. 136), das im Penis vieler Säugetiere entsteht (so bei Insectivoren, Fledermäusen, Carnivoren und nahezu allen Primaten – der Mensch bildet eine Ausnahme).

Skelet der Körperanhänge Extremitätenskelet

Das Skelet der Extremitätengürtel und der freien Extremitäten gehört (mit Ausnahme der dermalen Schulterelemente) zum Endoskelet. Wir haben es zum somatischen Skeletsystem gerechnet (S. 172), obwohl die Ableitung der Extremitäten noch völlig unklar ist und sich das Extremitätenskelet deutlich von dem axialen (somatischen) Skelet unterscheidet. Normalerweise sind zwei Paar Körperanhänge vorhanden, die *Brust-* und die *Bauchflossen* bei den Fischen und die *Vorder-* und die *Hinterextremitäten* bei den Tetrapoden. Die Brustflossen liegen bei den Fischen unmittelbar hinter der Kiemenregion und die Vorderextremitäten bei den Landwirbeltieren an entsprechender Stelle zwischen Hals- und Rumpfbereich, die Bauchflossen bzw. die Hinterextremitäten am Hinterende des Rumpfes, unmittelbar vor dem Anus oder der Kloake.

Ursprung der paarigen Flossen

Der Entstehungsmodus der paarigen Flossen ist viel diskutiert worden. Eine frühere Theorie nahm an, daß sie von modifizierten Kiemenbögen abstammten – daß die Extremitätengürtel gewissermaßen umgestaltete Branchialbögen seien und sich die freien Gliedmaßen aus Kiemenstrahlen entwickelt hätten, wie sie bei rezenten Haien an der äußeren Kiemenfläche auftreten. Eine Vielzahl embryologischer und morphologischer Tatsachen zeigt, daß diese Vorstellung doch recht phantastisch ist. Aber eine Reminiszenz dieser Theorie bleibt in dem Terminus „*Archipterygium*“ (S. 207) erhalten, der dem blattförmigen Flossentyp (mit einem axialen Stamm und serialen Radien) gegeben wurde (Abb. 143 H, S. 205; 144 D, S. 206). Man hielt ihn nach dieser Theorie für primitiv – was er anscheinend nicht ist.

Als Reaktion auf die Kiemenbogentheorie entstand die *Seitenfaltentheorie*, die den Ursprung der paarigen Flossen aus einem seitlichen Flossensaum erklären will. Ihre Anhänger betonten, daß die paarigen Flossen grundsätzlich ähnlich gebaut sind wie die medianen Flossen und daher wohl auch in gleicher Weise entstanden seien. In jedem Fall besitzt die Flosse eine zentral gelegene Skeletgrundlage, der jederseits eine Muskelschicht aufliegt. Die medianen Flossen scheinen als Stabilisatoren in der Medianlinie entstanden, und die paarigen Flossen könnten seitwärts herausragende Stabilisierungsflächen gewesen sein; erst später – so scheint es – wurden sie zu beweglichen Steuerorganen, und bei einigen wenigen Formen unterhalb der Tetrapodenstufen spielen sie bei der Fortbewegung eine aktive Rolle.

Unter den rezenten Fischen haben alle Gnathostomata typische paarige Flossen entwickelt. Im Gegensatz dazu fehlen sie bei den Cyclostomen völlig. Wenn wir uns den ältesten und primitivsten fossilen Fischen in der Hoffnung zuwenden, eine klare und eindeutige Antwort auf die Frage nach der Entstehung der paarigen Flossen zu erhalten, erleben wir eine Enttäuschung. Unter den ancestralen kieferlosen Ostracodermen finden wir bei einer wichtigen Gruppe, den Heterostraci, keine Spur paariger

¹⁷ Ossa rostralia sind auch bei einigen Dinosauriern nachgewiesen worden.

Flossen. Für die Anaspida konnte kürzlich nachgewiesen werden, daß zumindest einige Formen stabilisierende Seitenfalten besaßen. Bei einigen Osteostraci waren flossenähnliche Fortsätze in der „Schulter“-region ausgebildet (Abb. 18 A, S. 49). Obwohl diese beiden Gruppen mit den Vorfahren der Neunaugen verwandt gewesen sein mögen, dürfte die Ausbildung ihrer Flossen nur wenig mit dem Ursprung der paarigen Flossen kiefertragender Formen zu tun gehabt haben. Die Situation bei den fossilen Placodermen ist ebenfalls verwirrend. Bei dieser Gruppe waren Brust- und Bauchflossen entwickelt (Abb. 22, S. 53). Bei den primitivsten Mitgliedern scheinen die Brustflossen jedoch nur in einem langen Knochenstachel zu bestehen, und es ist wahrscheinlich, daß sich die Flossenentwicklung bei den Placodermi unabhängig von der Ausbildung der Flossen der „höheren“ Knochenfische vollzog. Man kann sagen, daß die Flossenkonstruktionen der Placodermen im allgemeinen ebenso weit von den typischen, mehr orthodoxen Flossen der späteren Fische entfernt sind wie manche frühen (und wenig erfolgreichen) Flug„maschinen“ von den heutigen Flugzeugtypen. Die Acanthodii, die in ihrer systematischen Zuordnung problematischen kleinen Stachel„haie“, besaßen paarige Flossen, die durch kräftige Stacheln gestützt wurden (Abb. 27 A, S. 59; 143 A, S. 205). Zu den Brust- und den Bauchflossen traten jedoch weitere, bei einem Stachel„hai“ nicht weniger als sieben Flossenpaare. Es ist nutzlos (wenn auch recht amüsant), sich das Ergebnis einer Entwicklung vorzustellen, bei der die zusätzlichen Gliedmaßen bis zu den höheren Wirbeltieren beibehalten worden wären. Typische paarige, bewegliche „Fisch“-flossen treffen wir jedenfalls erst bei den „modernerer“ Formen der Haie und der Knochenfische.

Schultergürtel – dermale Elemente

An jeder Gliedmaße unterscheiden wir die *freie Extremität* und den *Extremitätengürtel*, der dem Rumpf anliegt und zugleich dem Gliedmaßenskelet als Stütze und den Extremitätenmuskeln als Ursprungsgebiet dient. Jeder Extremitätengürtel besteht primär aus Knorpeln oder Knochen des Endoskelets. Der Schultergürtel (Abb. 137; 138, S. 200) liegt jedoch im vorderen Körperbereich, in dem bei frühen Fischen Knochenplatten vorhanden waren, statt der kleinen Knochenschuppen, die den größten Teil des Rumpfes und Schwanzes bedecken. Einige dieser Platten traten mit dem Schultergürtel in Verbindung und bildeten den *dermalen Anteil* des Schultergürtels.

Bei den „frühen“ Fischen war, wie bereits erwähnt, der vordere Körperabschnitt gewöhnlich mit soliden Knochenplatten gepanzert, an deren Stelle später flexible Knochenschuppen traten. Bei verschiedenen Placodermen, besonders bei den Arthrodira, hatte sich der Hautknochenpanzer nach rückwärts ausgedehnt und umschloß Teile des Rumpfes (Abb. 22, S. 53; 138 A, S. 200). Die Seitenteile dieses „Brust“-panzers können als dermaler Schultergürtel angesehen werden, obwohl die vorhandenen Elemente nicht mit denen höherer Formen vergleichbar sind. Bei allen primitiven Knochenfischen ist ein charakteristisches Muster der dermalen Elemente ausgebildet. Ventral liegt jederseits die kleine *Clavicula* (= Thoracale; von manchen Autoren wird die Bezeichnung „Clavicula“ lediglich auf die Säugetiere beschränkt), die dem uns allen bekannten „Schlüsselbein“ homolog ist. Daran schließt sich bei Fischen ein wesentlich größeres Skeletelement an, das *Cleithrum*, und weiter dorsal erstrecken sich ein oder mehrere zusätzliche Skeletstücke auf- und kopfwärts über die Kiemenkammer und heften sich an den hinteren Rand des Schädels an. Dieser Typ des Schultergürtels ist für alle Crossopterygier und Lungenfische charakteristisch. Er war ebenso bei den älteren Strahlflossern vorhanden und hat sich bis heute bei den primitiveren rezenten Angehörigen dieser Gruppe erhalten. Evoluiertere Actinopterygier haben jedoch die Clavicula verloren, so daß das Cleithrum die einzige dermale Bedeckung des darunter gelegenen enchondralen Gürtels bleibt.

Primitive Tetrapoden besitzen sowohl Clavicula als auch Cleithrum. Die Verbindung mit dem Schädel ging jedoch verloren (dadurch ergab sich eine größere Bewegungsfreiheit), und die Knochen waren nicht länger mehr breite Platten, sondern wurden zu relativ schmalen Stäben, die sich dem Vorderrand des vom Endoskelet gebildeten Schultergürtels für den größten Teil seiner Höhe anlagerten. Ein neues Knochenelement, die *Interclavicula*, entstand als ventromedian gelegene Knochenplatte und gewann jederseits Kontakt zu dem verbreiterten, ventralen Ende der Clavicula. Bei den späteren Landwirbeltieren haben die dermalen Elemente eine verschiedene Entwicklung erfahren, wie aus Abb. 137 zu ersehen ist. Im ganzen gesehen kommt es zu einer Reduktion. Das Cleithrum ist praktisch bei allen Tetrapoden verschwunden, und heute ist das einzige Relikt dieses einmal wichtigen Knochens

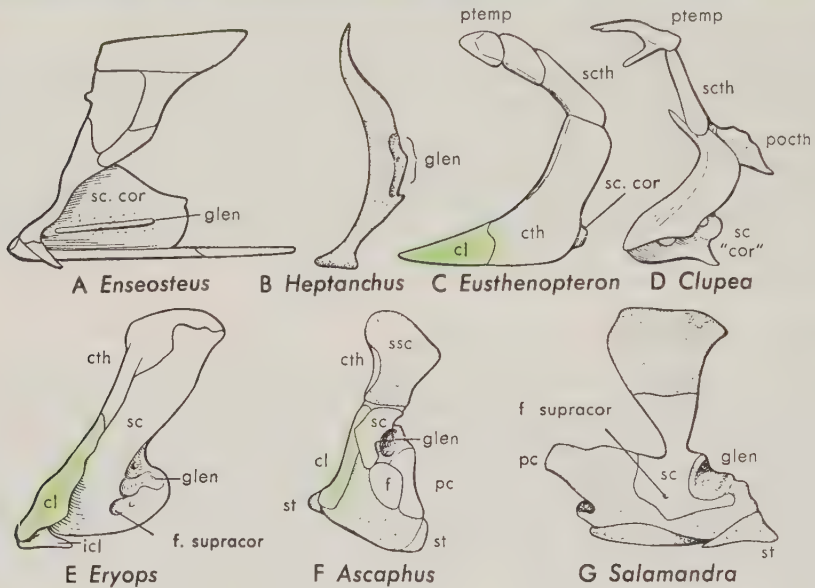


Abb. 137. Schultergürtel bei Fischen und Amphibien (Vorderende links). A Vertreter der Placodermi aus dem Devon; B Hai; C Crossopterygier aus dem Devon; D Teleosteer (Hering); E paläozoisches primitives Amphib; F Froschlurch; G Schwanzlurch (Salamander). Knorpel punktiert. Mit Ausnahme von B und G ist bei allen abgebildeten Formen ein deckknöcherner Schultergürtel vorhanden. Er bildet bei den Fischen (A, C, D) den Hauptteil des Schultergürtels; nur die als Scapula und Coracoid bezeichneten Skeletelemente gehören zum Endoskelet. Bei den Placodermen (A) bildet der dermale Schultergürtel das Seitenstück eines ausgedehnten Brustpanzers. Bei den Amphibien ist er reduziert oder fehlt völlig. Mit Ausnahme der Haie ist der vom Endoskelet gebildete Schultergürtel bei Fischen verhältnismäßig klein und teilweise unter den deckknöchernen Elementen verborgen. Bei den Amphibien ist er verbreitert, verknöchert aber gewöhnlich von einem einzigen Zentrum aus, das der Scapula der Amnioten entspricht. Bei den Fröschen ossifiziert ein zweites Element des zum Endoskelet gehörenden Teils des Schultergürtels, das Procoracoid (das vielfach als Coracoid bezeichnet wird, obwohl es nicht dem Coracoid der Säuger entspricht). Ein großer Teil des vom Endoskelet gebildeten Schultergürtels der Amphibien bleibt knorpelig. Abk.: cl Clavicula; „cor“ Coracoid der Teleosteer (die Homologie mit dem Coracoid der Landwirbeltiere ist zweifelhaft); cth Cleithrum; f Fenster in der Coracoidplatte der Anuren; f. supracor Foramen supracoracoideum, Durchtrittsstelle von Nerven und Gefäßen; glen Fossa glenoidalis, bei Fischen Gelenkfortsatz für die Artikulation der Flosse; icl Interclavicula; pc Procoracoid; ppc Pars procoracoidea der Coracoidplatte; pocth Postcleithrum; ptemp Posttemporale; sc Scapula; sc. cor Scapulocoracoid, einziges knöchernes Element des Endoskelets am Schultergürtel der Fische; scth Supracleithrum; ssc Suprascapula; st Sternum. (A nach JARVIK; D u. F nach PARKER)

ein Splitter, der an dem dorsalen Vorderrand des Schultergürtels der Anuren auftreten kann. Urodelen und Gymnophionen, Schlangen und viele Säugetiere haben den ganzen dermalen Schultergürtel verloren. Die Interclavicula persistiert bei vielen Reptilien und den primitiven eierlegenden Säugetieren, sonst fehlt sie jedoch. Die Clavicula ist viel beharrlicher. Wir finden sie bei Anuren, Eidechsen und *Sphenodon* sowie bei einem großen Teil der Säugetiere. Die vereinigten Claviculae bilden die *Furcula* (Gabelbein) der Vögel. Bei den Schildkröten sind, wie wir gesehen haben, Clavicula und Interclavicula in den Panzer einbezogen.

Endoskeletanteil des Schultergürtels

Funktionell ist der vom Endoskelet gebildete Teil des Schultergürtels (Abb. 137; 138) viel wichtiger als die dermale Komponente, da er stets die Gelenkverbindung mit der freien Extremität bildet und Anheftungsflächen für die Extremitätenmuskulatur liefert. Er ist bei den Chondrichthyes dauernd knorpelig, bei anderen Fischen und den Tetrapoden jedoch normalerweise zum Teil oder völlig ossifiziert. Die Verknöcherungen, die bei den Fischen auftreten, sind bis zu einem gewissen Grade variabel und brauchen uns hier nicht zu beschäftigen. Jedoch ist die vom Endoskelet gebildete Gürtelkonstruktion, die wir bei den Knochenfischen beobachten, der der Tetrapoden vergleichbar. Zentral ist jederseits eine Gelenkpfanne (oder eine Reihe von Pfannen) gelegen für die Artikulation mit dem Skelet der freien Extremität. Wenn – wie bei einigen Fischen und allen Tetrapoden – hier nur ein einziges Element artikuliert, so wird die Pfanne als *Fossa glenoidalis* bezeichnet. Oberhalb der Pfanne breitet sich eine knöcherne oder knorpelige Platte aus, die mehr oder weniger vom dermalen Schultergürtel bedeckt wird, die *Scapularplatte*. Unterhalb der Artikulationsstelle der Flosse und wesentlich tiefer als der untere Teil des Deralskelets liegt die *Coracoidplatte*.

Die primitiven Tetrapoden haben den für die Knochenfische beschriebenen Aufbau des Schultergürtels im wesentlichen beibehalten. Während jedoch – wie erwähnt – die dermalen Elemente hier reduziert sind, hat sich der enchondrale Gürtel stark ausgedehnt – entsprechend der Vergrößerung der Tetrapodengliedmaße, die eine stärkere Stütze und größere Muskelanheftungsflächen benötigt. Bei primitiven Amphibien entsteht bei der Ossifikation des knorpelig vorgebildeten Schultergürtels ein einziges Skeitelement, das – wie vergleichende Untersuchungen zeigen – der Scapula späterer Typen entspricht. Bei Anuren und Reptilien tritt ein zweites, ventrales Ossifikationszentrum auf, das die scapulare Ossifikation auf das Schulterblatt oberhalb der Gelenkpfanne begrenzt. Dieses untere Element wird bei Fröschen und Reptilien häufig Coracoid genannt. Jedoch ist dieser Knochen, wie wir gleich sehen werden, dem echten Coracoid nicht homolog und sollte besser als *Procoracoid* bezeichnet werden.

Bei Reptilien und Vögeln wird im allgemeinen der enchondrale Schultergürtel von diesen beiden Elementen gebildet, obwohl von Gruppe zu Gruppe beträchtliche Formunterschiede bestehen. Bei den fossilen Formen, die zu den Säugern führen, tritt dagegen eine Neubildung auf. In der Coracoidplatte erscheint am Hinterende ein zweites Element, das echte *Coracoid*, und nimmt bei den therapsiden Reptilien allmählich die Stelle des Procoracoids ein (Abb. 138 G–H). Die eierlegenden monotremen Säugetiere besitzen einen Schultergürtel, der ziemlich ähnlich gebaut ist wie bei ihren Reptilienvorfahren. Beim Übergang zu den Marsupialiern und den placentalen Säugern tritt jedoch eine auffallende Änderung ein. Die ganze Coracoidplatte der niederen Tetrapoden verschwindet, läßt von dem enchondralen Gürtel nur das Schulterblatt und die Gelenkgrube und einen dünnen, nach vorn gerichteten *Rabenschnabelfortsatz* an ihrem unteren Rand zurück, der das Coracoid repräsentiert. Das Schulterblatt der Säuger, die *Scapula*, wird auf der Außenfläche durch eine *Spina*

scapulae in zwei Abteilungen zerlegt. Sie verläuft vom medialen Scapularrand ventralwärts in das vorspringende *Acromion*, das mit der *Clavicula* in Verbindung steht. Die Spina entspricht, wie die vergleichende Untersuchung zeigt, dem Vorderrand der ancestralen Scapularplatte, und die vor (oder über) der Spina gelegene Partie stellt eine

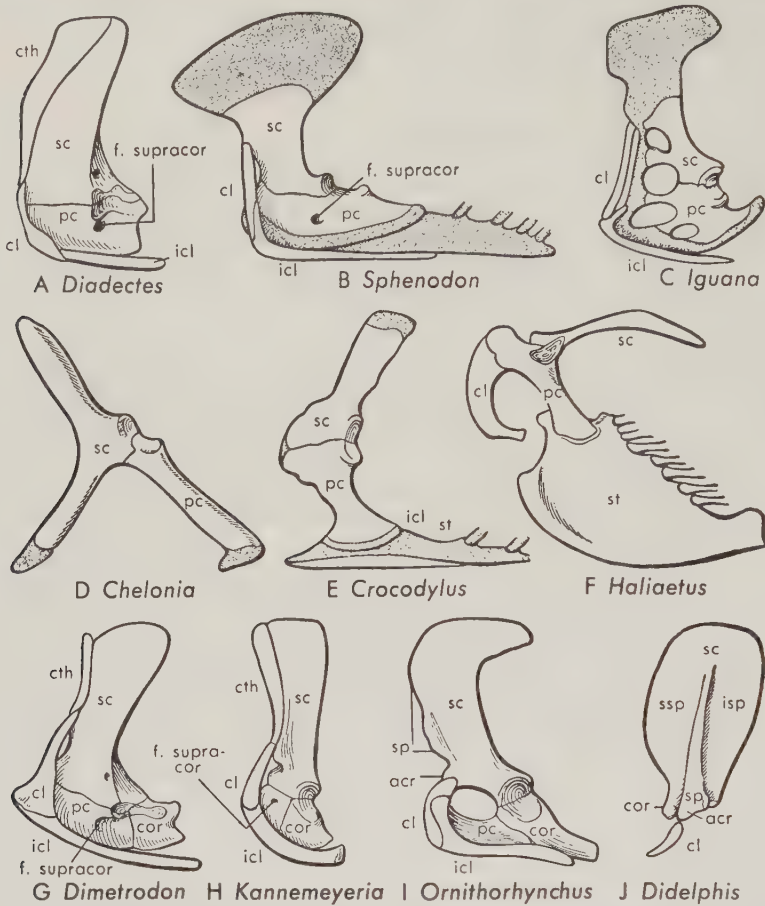


Abb. 138. Schultergürtel bei Reptilien, Vögeln und Säugern (Vorderende links). A „Stammreptil“ (Cotylosaurier); B *Sphenodon*; C Eidechse (Léguan); D Schildkröte; E Krokodil; F Vogel (Seeadler); G Vertreter der Pelycosaurier (primitive säugerähnliche Reptilien); H Vertreter der Therapsida (evoluierte säugerähnliche Reptilien); I primitiver Säuger (Schnabeltier, Monotremata); J Marsupialier (Opossum). In B, E und F ist das Sternum mit abgebildet. Bei den meisten Reptilien und Vögeln ist nur ein vorderes Coracoid, ein Procoracoid, vorhanden. Bei den säugerähnlichen Reptilien tritt ein echtes Coracoid auf und übernimmt zunehmend den ursprünglichen Bereich der Coracoidplatte. Die Randzonen von Scapula und Procoracoid sind bei den Reptilien oft knorpelig. Bei den Eidechsen sind Scapula und Procoracoid im Bereich der Muskelursprünge häufig gefenstert. Das Cleithrum ist bei allen lebenden Amnioten verlorengegangen; es persistierte jedoch lange bei säugerähnlichen Reptilien (G, H). Seine ursprüngliche Position wird durch die Spina scapulae angezeigt, die bei den Monotremen am Vorderrand der Scapula liegt. Bei den höheren Säugern hat sich das Schulterblatt cranialwärts vergrößert, so daß sich die Spina hinter der neugebildeten Fossa supraspinata erhebt. Abk.: acr Acromion; cl Clavicula; cor „echtes“ Coracoid; cth Cleithrum; f. supracor Foramen supracoracoideum; icl Interclavicula; isp Fossa infraspinata; pc Procoracoid; sc Scapula; sp Spina scapulae; ssp Fossa supraspinata; st Sternum. (A nach ROMER; C und I zum Teil nach PARKER; H nach PEARSON)

Neubildung dar. Die Antwort auf die Frage nach der funktionellen „Ursache“ dieser bedeutsamen Umgestaltungen der Gürtelkonstruktion liegt in den auffälligen Veränderungen der Extremitätenmuskulatur begründet (s. Abb. 207, S. 275).

Beckengürtel

Der Beckengürtel (Abb. 139–142) ist bei den Fischen relativ klein. Im wesentlichen stellt jede Gürtelhälfte ein stabförmiges, häufig knorpeliges Skeletstück dar, das in Bindegewebe und Muskulatur eingehüllt ist und vor der Anal- oder der Kloakalöffnung in der Rumpfwand liegt. Das Becken ist nicht an der Wirbelsäule befestigt. Auf der ventralen Seite legen sich dagegen beide Beckengürtel in der *Beckensymphyse* aneinander.

Bei den Tetrapoden mit ihren mächtigen Hintergliedmaßen nimmt der Beckengürtel gewaltig an Größe zu. Ferner gewinnt er zwangsläufig eine Verbindung mit dem Axialskelet, um die Extremitäten zu „verankern“. Die ventrale Portion des Gürtels breitet sich zu einer großen Beckenplatte aus, die eine ausgedehnte Ursprungsfläche für die Muskulatur der unteren Extremität darbietet. Diese Platte enthält zwei Ossifikationen, vorn das *Os pubis*, hinten das *Os ischii*. Das Pubis wird von einer Öffnung durchbrochen, durch die der N. obturatorius hindurchtritt, der einen Teil der Extremitätenmuskeln versorgt: *Foramen n. obturatorii*. Auf einer Erhabenheit der

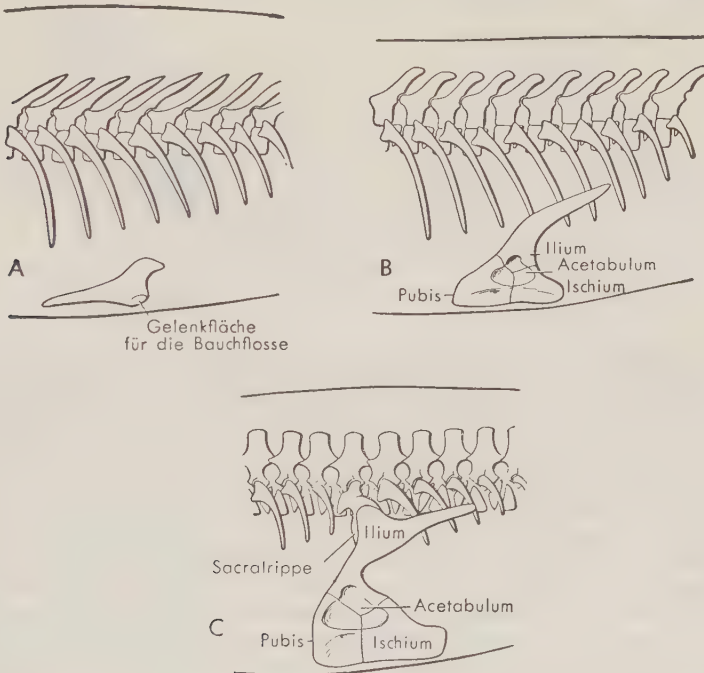


Abb. 139. Entwicklung des Beckengürtels und des Sacrums in der Evolution der Amphibien aus den Fischen (Vorderende links). A Linke Seite der Beckenregion eines Fisches von lateral; Wirbelsäule und Rippen liegen dorsal, der kleine Beckengürtel ventral; B primitives Tetrapodenstadium, das bei einigen sehr frühen fossilen Amphibien gefunden wurde; der Beckengürtel hat sich vergrößert; er besteht aus drei typischen Elementen. Das Ilium ist nach dorsal gerichtet, stand jedoch mit der Wirbelsäule wahrscheinlich nur über Ligamente in Verbindung, die zu den benachbarten Rippen verliefen; C der Beckengürtel hat sich weiter vergrößert; das Ilium ist fest an eine vergrößerte Sacralrippe angeheftet.

ventralen Beckenplatte liegt die Gelenkgrube, das *Acetabulum*, in das der Oberschenkelkopf eingepaßt ist. Oberhalb des Acetabulums schließt ein bei Fischen nicht bekannter Gürtelteil an, der sich dorsalwärts ausdehnt. Er gewinnt eine feste Verbindung mit der Wirbelsäule durch die Ausbildung von Sacralrippen und vergrößert sich gewöhnlich zu einer Knochenplatte, die den Extremitätenmuskeln die Anheftung im dorsalen Bereich ermöglicht. Dieser dorsale Abschnitt des Beckengürtels wird durch ein drittes Knochenelement, das *Os ilium*, gebildet.

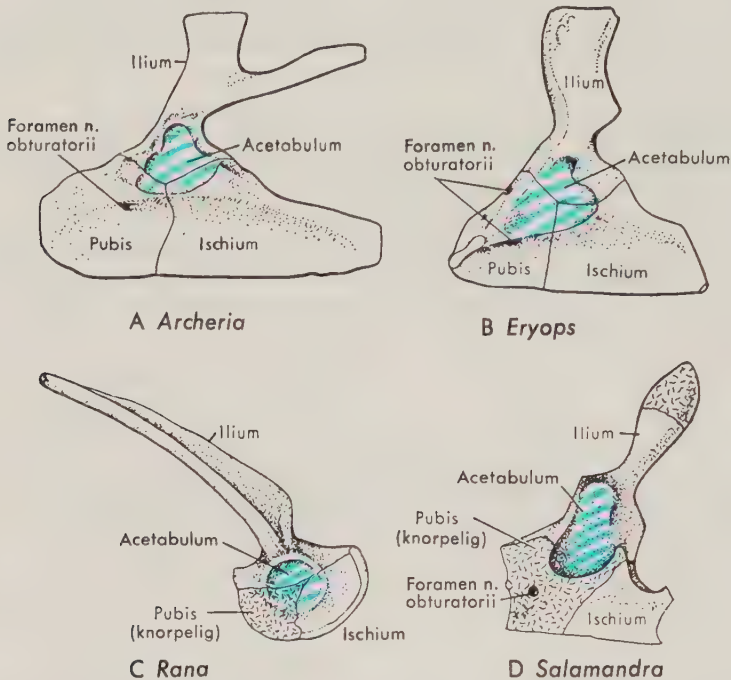


Abb. 140. Beckengürtel bei Amphibien (Vorderende links). A Primitiver fossiler Labyrinthodontier; B typischer späterer Labyrinthodontier; C Frosch; D Schwanzlurch (Salamander). Ein nach caudal gerichteter Fortsatz des Iliums, der bei den primitiven Formen vorhanden war, blieb bei vielen Reptilien erhalten (s. Abb. 141; 142), ging jedoch bei den meisten Amphibien verloren (in B noch als caudal gerichteter Knochenvorsprung angedeutet). Bei den Anuren ist das Ilium spezialisiert und stellt einen länglichen Stab dar. Das Pubis war ursprünglich verknöchert, bleibt jedoch bei vielen fossilen Formen und allen rezenten Amphibien knorpelig.

Mit Ausnahme der Fälle, bei denen die Extremitäten rückgebildet sind oder verloren gingen, bleibt der grundsätzliche Aufbau des Beckengürtels bei den meisten Tetrapoden erhalten. Bei den **evolierten Amphibien** ist das Pubis fast stets knorpelig (Pars pubica), und bei den Anuren wird das Ilium in Zusammenhang mit der bei diesen Formen auftretenden Verkürzung der Wirbelsäule zu einem länglichen Knochenstab. Bei den Reptilien treten bei den meisten Formen deutliche Änderungen in der ventralen Beckenplatte auf. Bei *Sphenodon*, Eidechsen und Schildkröten entsteht eine große Öffnung, die **Fenestra puboischiadica**. An ihrem knöchernen Rahmen und der sie verschließenden Membran entspringt der M. puboischiofemoralis externus. Bei den Krokodilen und vielen Dinosauriern (Abb. 141 C, D) ist die Beckenplatte in anderer Weise modifiziert. Bei den primitiven Vertretern der Archosauria (der Hauptgruppe, zu der diese Reptilien gehören) bestand eine starke Tendenz zur

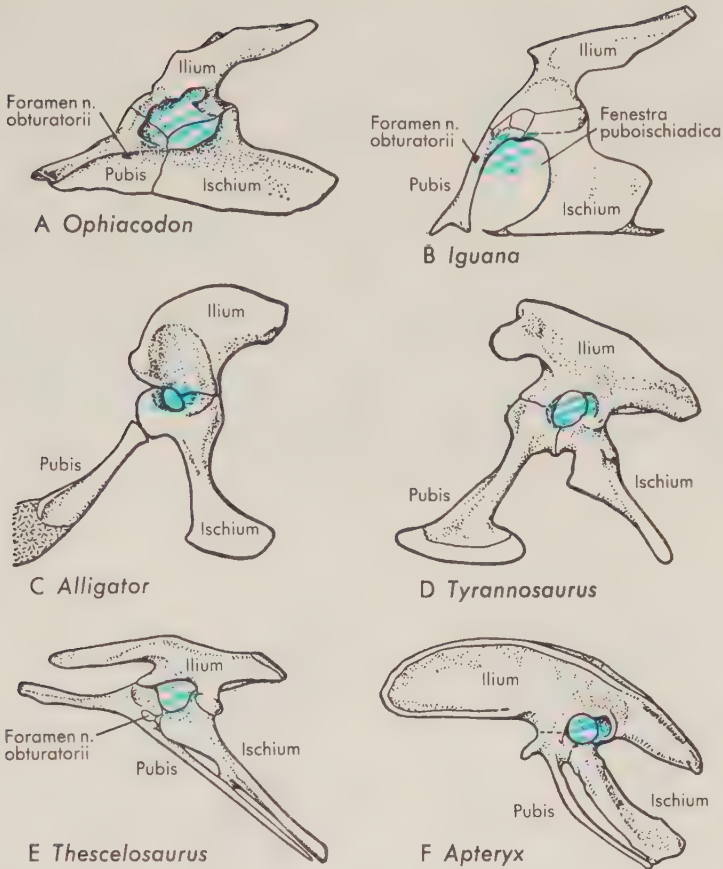


Abb. 141. Beckengürtel bei Reptilien und Vögeln (Vorderende links). A Primitives Reptil; B Eidechse (Leguan); C Alligator; D reptilähnlicher Dinosaurier aus der Ordnung der Saurischia; E vogelähnlicher Dinosaurier aus der Ordnung der Ornithischia; F Vogel (Kiwi). In A ist das Ilium – ebenso wie bei den Eidechsen – ein schmales Blatt, bei anderen Formen ist es breiter ausgebildet. Bei den Dinosauriern und Vögeln, Formen mit einem bipeden Lokomotionstyp, hat sich das Ilium – bis zu einem gewissen Grade ähnlich wie bei den Säugetieren (s. Abb. 142) – in cranialer Richtung vergrößert. Bei den Archosauriern (C, D, E) und den von ihnen abstammenden Vögeln ist das Acetabulum durchbohrt (der Boden der Gelenkgrube fehlt), um den Femurkopf besser aufnehmen zu können. Bei den primitiven Reptilien bildet das Pubo-ischium eine solide Platte. Bei den Eidechsen ist eine große Fenestra puboischiadica zwischen Pubis und Ischium vorhanden, von deren knöchernem Rand und der sie verschließenden Membran der kräftige M. puboischiofemoralis ext. zum Femur zieht. (*Sphenodon* und Schildkröten besitzen ein ähnlich gestaltetes Fenster.) Die Fenestra puboischiadica ist dem Foramen obturatum der Säuger vergleichbar, das jedoch auch das Foramen n. obturatorii mit einschließt. Bei solchen Archosauria wie den Alligatoren, Krokodilen und den Saurischia scheint auf den ersten Blick eine ähnliche Fensterung vorhanden. Doch ist dies in Wirklichkeit nicht der Fall. Pubis und Ischium sind vielmehr nach ventral gedreht und der bogenförmige Unterrand von Pubis und Ischium stellt den ventralen Rand des Beckengürtels dar. In C und D ist das Becken dreistrahlig, das Pubis einfach gestaltet. In E besitzt das Pubis einen cranialen und einen caudalen Fortsatz, das Becken ist vierstrahlig. Bei den Vögeln ist der vordere Fortsatz rückgebildet oder fehlt. Beim Alligator ist das Os pubis durch das Ischium vom Acetabulum abgedrängt; an das knöcherne Pubis schließt sich ein faserknorpeliger Abschnitt an, der sich längs der ventralen Bauchseite erstreckt.

bipeden Gangart, und es scheint für die wirkungsvollere Arbeitsweise der Gliedmaßen vorteilhaft, daß sich die Muskeln mehr an dem vorderen oder dem hinteren Ende der Platte statt in der Mitte anheften. Infolgedessen sind die Endabschnitte von Pubis und Ischium verlängert und ventralwärts gerichtet. Der Mittelteil der Beckenplatte ist schmal, so daß der Beckengürtel eine dreistrahlige Form annimmt. In einer Gruppe der Dinosaurier (bei den sogenannten vogelähnlichen Reptilien) und bei den Vogel-Abkömmlingen der Archosaurier tritt eine weitere Modifikation auf (Abb. 141 E, F). Das Pubis zieht nunmehr parallel zum Ischium kaudalwärts. Bei der Dinosauriergruppe mit diesem Beckentyp ist vom Vorderrand des Pubis jederseits ein Fortsatz, *Processus praepubicus*, cranialwärts ausgewachsen, der die Last der Eingeweide tragen hilft. Er fehlt bei den Vögeln, wo eine Stütze durch die Ausbildung eines großen Sternums unnötig wurde (s. Abb. 125, S. 185).

Bei der Evolution der Säugetiere (Abb. 142) hat sich eine große Öffnung in der ventralen Beckenplatte als Parallelbildung zur *Fenestra puboischiadica* entwickelt, die bei den oben erwähnten Reptilien ausgebildet wurde. Sie schließt jedoch (im Gegensatz zu den Reptilien) die ventrale Nervenöffnung, das Foramen n. obturatorii, mit ein und wird deshalb als *Foramen obturatum* bezeichnet. Bei den eierlegenden Säugetieren und den Marsupialiern sind Bauchstützen in Form eines paarigen *Praepubis* vorhanden. Derartige Elemente fehlen den placentalen Säugern. Sie werden im

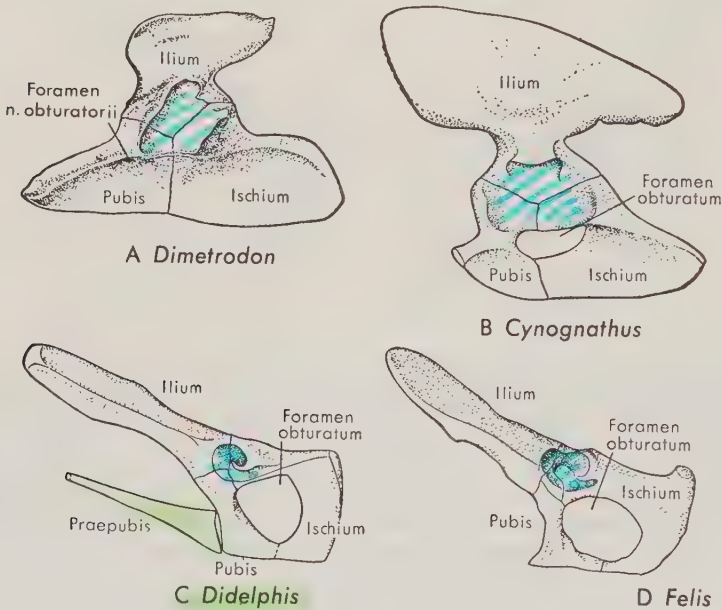


Abb. 142. Beckengürtel bei säugerähnlichen Reptilien und Säugern (Vorderende links). A Primitiver Pelycosaurier; B Vertreter der Therapsida; C Marsupialier (Opossum); D placentaler Säuger (Katze). Das Becken von *Dimetrodon* zeigt den Typus eines primitiven Reptilienbeckens (vgl. Abb. 141 A). Bei den Therapsiden hat sich das Ilium nach dorsocranial ausgedehnt. Pubis und Ischium sind nach ventrocaudal geschwenkt. Das Foramen n. obturatorii hat sich mit der *Fenestra puboischiadica* zum *Foramen obturatum* vereinigt. Opossum und Katze besitzen ein typisches Säugerbecken mit einem großen *Foramen obturatum*, einem verkürzten Ischium und einem schlanken Ilium (das allerdings bei vielen schweren Säugern verbreitert sein kann). Beim Opossum ist wie bei den anderen Marsupialiern und den Monotremen ein paariger Beutelknochen vorhanden, der anderen Gruppen fehlt. (Bei der Katze tritt – wie bei bestimmten anderen Säugern – im *Acetabulum* ein *Os acetabuli* auf).

allgemeinen als „Beutelknochen“ bezeichnet, in der (nicht zutreffenden) Vorstellung, daß sie den Beutel (Marsupium) stützen, in dem die Jungen getragen werden.

An der Hintergliedmaße der Säuger hat sich, wie an der Vorderextremität, die Muskulatur in Zusammenhang mit der abgeänderten Stellung der Gliedmaße stark modifiziert. Pubis und Ischium sind rückwärts unter das Acetabulum gedreht, das Ilium wird dagegen ventralwärts und cranialwärts verlagert – mit dem Erfolg, daß günstiger gelegene Ursprungsgebiete für die Muskeln entstehen.

Paarige Flossen der Fische

Wir haben vorstehend die wichtigsten Theorien über die Entstehung der paarigen Flossen angeführt. Abgesehen von verschiedenen besonders frühen Fossilformen finden wir im Entwicklungsgang der rezenten und der fossilen Fische zwei Grund-

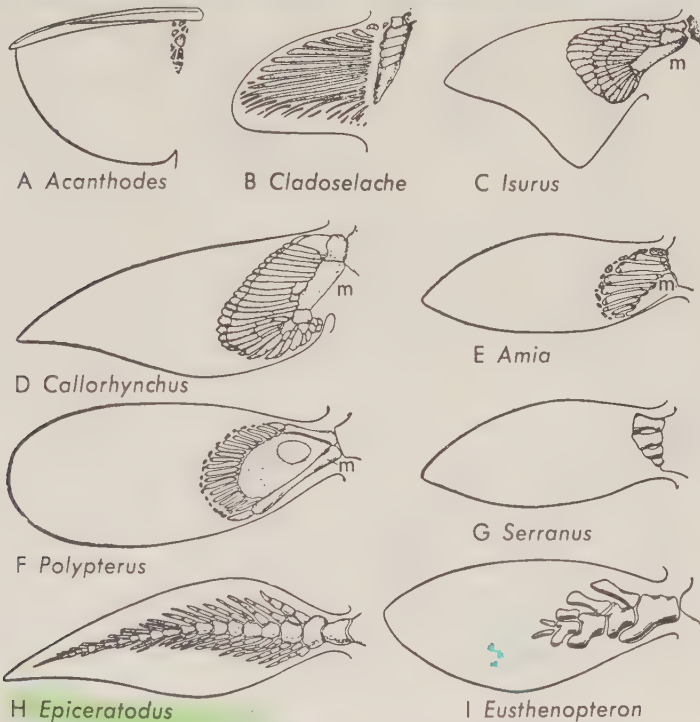


Abb. 143. Brustflossen der Fische (abgebildet ist stets die linke Flosse in der Ansicht von dorsal, die Längsachse des Körpers verläuft parallel zum Rand der Buchseite, das vordere Körperende liegt oben. Die Kontur der Flosse ist angegeben und – mit Ausnahme von A – die gelenkige Verbindung mit dem Schultergürtel angedeutet). A Vertreter der fossilen Acanthodii, mit einem gering entwickelten Flossenskelet und einem Stachel, der als Wasserscheider wirkt und das wichtigste Stützelement der Flosse bildet; B primitiver fossiler Hai mit paralleler Anordnung der Radien; C evolvierter Selachier mit schmaler Flossenbasis und beweglicher Flosse. Die Basalia sind zu drei großen Knorpelstücken vereinigt: Pro-, Meso- und Metapterygium (m). Das verlängerte Metapterygium ist zur Flossenachse geworden; D vergleichbarer Flossentyp bei einer Chimäre; E primitive Flosse der Actinopterygier, die Radien sind parallel angeordnet, jedoch ist ein Metapterygium als zentrale Achse vorhanden; F aberrante Modifikation des letztbeschriebenen Flossentyps bei dem archaischen Actinopterygier *Polypterus*; G Teleosteer (Sägebarsch) mit einem stark reduzierten Flossenskelet; H typisches biseriales Archipterygium beim australischen Lungenfisch; I verkürztes Archipterygium eines fossilen Crossopterygiers. (A nach WATSON; B nach DEAN; C und D nach MIVART)

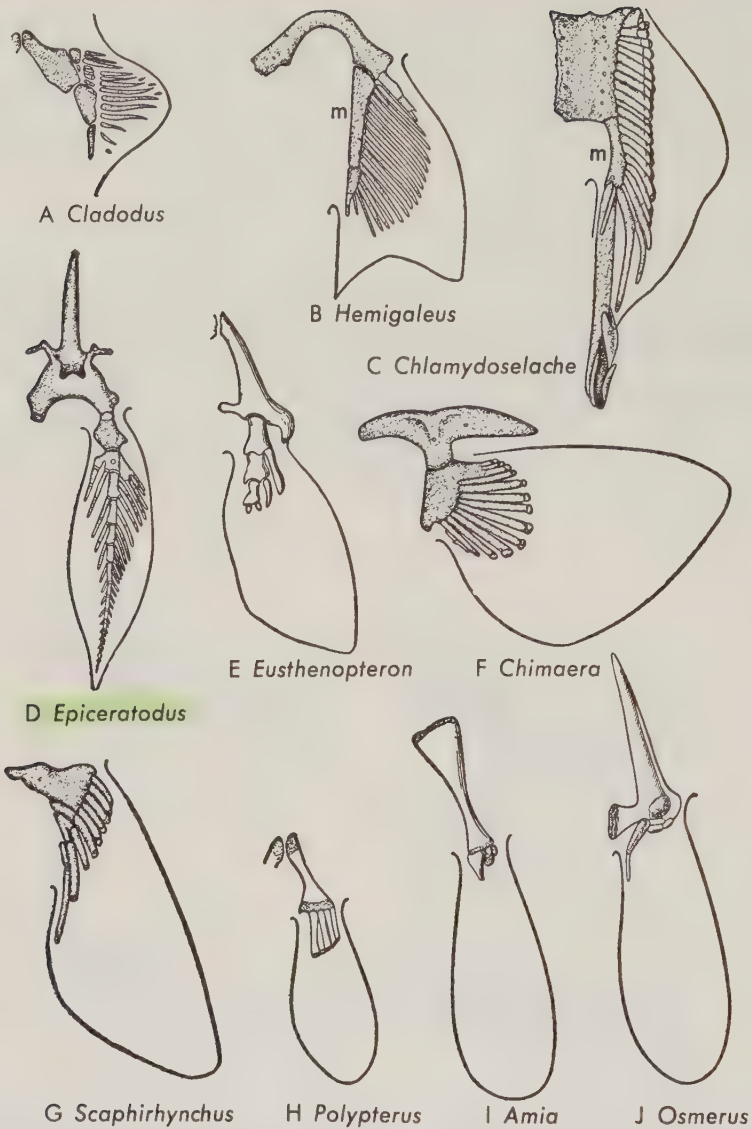


Abb. 144. Bauchflossen der Fische (abgebildet ist stets die linke Flosse in der Ansicht von ventral; die Körpermitte liegt links von der jeweils dargestellten Flosse, das vordere Körperende oben. Die Kontur der Flosse ist angegeben, der linke Beckengürtel [oder beide, falls vereinigt] dargestellt). A Primitiver Hai aus dem Karbon, mit breiter Flossenbasis und parallelen Radien als Stützelemente der Flosse; B rezenter weiblicher Hai mit ähnlichem Aufbau des Flossenskelets; C männlicher Hai, mit zusätzlichen Knorpelelementen als Stütze des Kopulationsorgans (Mixopterygium); D biseriales Archipterygium des australischen Lungenfisches; E verkürztes Archipterygium eines altertümlichen Crossopterygiers; F Flosse einer weiblichen Chimäre, im wesentlichen der Selachierflosse ähnlich; G Bauchflosse eines Störs, gleichfalls selachierähnlicher Aufbau der Flosse. H *Polypterus*; I Schlammfisch; J Teleosteer; die drei letztgenannten Formen lassen eine fast vollständige Reduktion des knöchernen Flossenskelets erkennen. Abk.: m Metapterygium. (A nach JAEKEL; B nach GARMAN; C nach GOODE; D, H, I nach DAVIDOFF; E nach GREGORY)

typen eines paarigen Flossenskelets (nebst Zwischenstadien). Der eine Typus ist das *Archipterygium* – deutlich ausgeprägt bei dem Lungenfisch *Epiceratodus* (Abb. 143 H; 144 D) –, bei dem das Flossenskelet aus einer Hauptachse mit Seitenzweigen (Radien) besteht. Dieser Typ ist nicht nur bei altertümlichen Lungenfischen, sondern auch bei den primitiven Crossopterygiern vorhanden und darf wohl als primitiv für die Sarcopterygii insgesamt angesehen werden. Bei den meisten fossilen Crossopterygiern tritt eine verkürzte Variante dieses Typs auf (Abb. 143 I; 144 E), die als Vorstufe für die Landextremität der Tetrapoden angesehen werden kann. Unter den Fischen ist das *Archipterygium* jedoch – mit Ausnahme einer aberranten Elasmobranchiergruppe, den *Pleuracanthodii* – nicht bekannt.

In starkem Gegensatz zum *Archipterygium* steht der „Seitenfalten“-typ der Flosse, den wir bei altertümlichen paläozoischen Haien wie *Cladoselache* und *Cladodus* beobachten (Abb. 143 B; 144 A). Hier besitzt die Flosse eine breite Basis und war augenscheinlich wenig mehr als ein Horizontalstabilisator mit geringer Beweglichkeit. Bei den späteren Haien und den Chimären (Abb. 143 C, D; 144 B, D, F) ist die Basis im allgemeinen viel schmaler und die Flosse damit beweglicher. Die Basen der Stützstäbe (Radien) sind zusammengewachsen. Das hintere basale Element, das *Metapterygium*, zeigt die Tendenz, eine Achse zu bilden, mit der viele Radien artikulieren. Es ist wahrscheinlich, daß das *Archipterygium* durch die Weiterentwicklung einer derartigen Achse entstanden ist.

Die Actinopterygier sind dadurch charakterisiert, daß bei ihnen die Flossen hauptsächlich durch „Horn“-strahlen oder -fäden gestützt werden, wobei Skeletelemente und Muskulatur auf die Flossenbasis beschränkt bleiben. Das Flossenskelet besteht deshalb im allgemeinen aus kurzen knöchernen oder knorpeligen Radien an der Flossenbasis (Abb. 143 E–G; 144 G–J). Diese Radien verlaufen parallel wie bei den primitiven Haien. Sie sind jedoch (mit Ausnahme solch primitiver Formen wie der Störe) an Zahl gering, so daß die Flosse eine schmale Basis und damit eine größere Beweglichkeit besitzt.

Bei den meisten Fischen sind die Brustflossen größer als die Bauchflossen. Bei Rochen und Engelhaien ist der Größenunterschied besonders eindrucksvoll. Die Bauchflossen sind bei einigen Teleosteen rückgebildet, fehlen oder haben sich kopfwärts verlagert. Sie können brustständig sein (Abb. 36 B, S. 68) oder sogar kehlständig. Die Ortsveränderung der Bauchflossen ist gewöhnlich mit einer „Wanderung“ der Brustflossen nach dorsal korreliert. Bei den Chondrichthyes tragen die Bauchflossen der Männchen ein fingerförmiges, akzessorisches Begattungsorgan (*Pterygopodium*, *Mixopterygium*), das bei dem von diesen Formen entwickelten Modus der inneren Befruchtung mitwirkt (Abb. 22, S. 53; 122, S. 184; 144 C).

Tetrapodengliedmaße

Obwohl die Extremitäten der Landwirbeltiere sich auf den ersten Blick auffällig von den Fischflossen unterscheiden, so sind sie doch in ihrer Grundkonstruktion damit vergleichbar. Sie lassen sich vor allen Dingen mit den Flossen vieler Crossopterygier vergleichen, und es ist möglich, die stärker differenzierten Muskeln einer Landgliedmaße in zwei einander gegenüberstehende Muskelgruppen zu gliedern, die wiederum zu der viel einfacher gestalteten Muskulatur an Ober- und Unterfläche der paarigen Fischflosse in Beziehung gesetzt werden können.

Die freie Gliedmaße eines primitiven terrestrisch lebenden Vertebraten besteht aus drei Hauptabschnitten (Abb. 145). Sowohl in der Vorder- als auch in der Hinterextremität enthält das proximale Segment (*Stylopodium*) nur einen einzigen Knochen (*Humerus* bzw. *Femur*), der ursprünglich vor- und zurückbewegt wurde und in einer horizontalen Ebene lag. In der Ellenbogen- bzw. Knieregion schließt sich das zweite

Segment an (*Zeugopodium*), das mehr oder weniger senkrecht steht. Es enthält jeweils ein Knochenpaar, *Radius* und *Ulna* in der vorderen Extremität, *Tibia* und *Fibula* in der Hintergliedmaße. Hierbei ist das jeweils zuerst genannte Skeletelement das weiter vorn oder medial gelegene Glied der beiden Knochenpaare. Ein drittes Segment

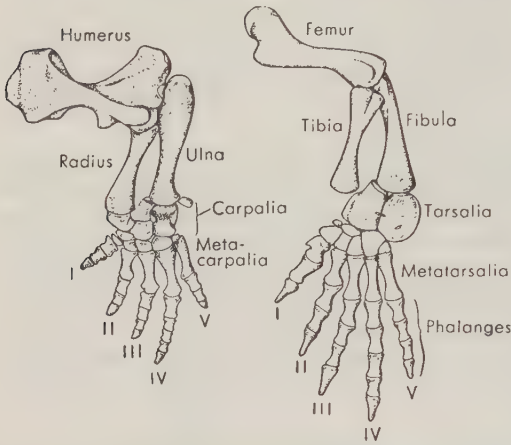


Abb. 145. Linke Vorder- und Hinterextremität eines primitiven Reptils (*Ophiacodon*) als Beispiel für den allgemeinen Bauplan des Extremitätenskelets der frühen Tetrapoden. Römische Ziffern bezeichnen die Nummern der Finger und der Zehen.

(*Autopodium*) wird von der Hand bzw. dem Fuß (*Manus* bzw. *Pes*) gebildet. Sein proximaler Abschnitt, die Hand- bzw. Fußwurzel (*Carpus* bzw. *Tarsus*), verbindet Hand oder Fuß mehr oder weniger beweglich mit Vorderarm oder Unterschenkel. Nach distal schließt die Mittelhand, *Metacarpus*, mit den eingelagerten *Metacarpalia* bzw. der Mittelfuß, *Metatarsus*, mit den *Metatarsalia* an. Metacarpus und Metatarsus werden auch *Metapodium* genannt, während wir die Skeletelemente der eigentlichen Finger bzw. Zehen (*Digit*i) als *Phalanges* bezeichnen.

Diese Anordnung der Extremitätenknochen ist, wie erwähnt, dem Aufbau der Flosse bei den Crossopterygier-Ahnen der Tetrapoden (Abb. 146) vergleichbar, die wie die Tetrapodengliedmaße in dem ersten Abschnitt ein Knochenelement und zwei in dem folgenden enthält. Distal davon zeigen die uns bekannten Crossopterygier eine variable Anordnung der distalen Elemente, aus denen wahrscheinlich Hand- und Fußskelet der Tetrapoden hervorgegangen sind.

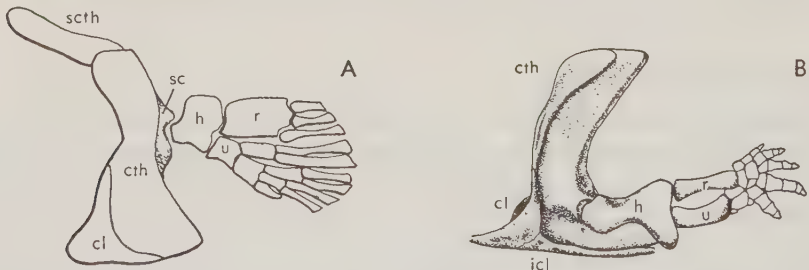


Abb. 146. Schultergürtel und Brustflosse eines Crossopterygiers (A) und Schultergürtel und Vorderextremität eines altpaläozoischen Amphibien (B), beide in vergleichbarer Position dargestellt, um die grundsätzliche Übereinstimmung im Bauplan der Extremität zu zeigen (Vorderende links). Abk.: h, r und u Humerus, Radius und Ulna der Tetrapodengliedmaße und augenscheinliche Homologa der Fischflosse; cl Clavicula; cth Cleithrum; icl Interclavicula; sc Scapula; scth Supracleithrum. (A nach GREGORY)

Von Anfang an treten beträchtliche Unterschiede zwischen Vorder- und Hintergliedmaße der Tetrapoden auf, wie wir sie z.B. in dem Gegensatz zwischen den beiden Hauptgelenken der beiden freien Extremitäten beobachten. Im Ellenbogengelenk kann der Radius nicht nur Scharnierbewegungen gegen den Humerus ausführen, sondern sich auch bei sehr vielen Formen gegen Humerus und Ulna drehen: *Pro-* und *Supination*. Die Ulna bildet dagegen mit dem Humerus im allgemeinen ein Scharniergelenk. Auch das Kniegelenk ist im wesentlichen ein Scharniergelenk (wenngleich bei den Primaten Rotationsbewegungen in bestimmten Gelenkstellungen möglich sind). Die Hand kann im Handgelenk nicht gegen den Unterarm gedreht werden, während in den Fußgelenken bei allen Tetrapoden – ausgenommen die Säugetiere – gewisse Rotationsbewegungen möglich sind. Diese Unterschiede lassen sich, so scheint es, auf den gegensätzlichen Modus zurückführen, nach dem die beiden „Land“gliedmaßen aus den Fischflossen entstanden sind (Abb. 147). Obwohl die dabei ablaufenden

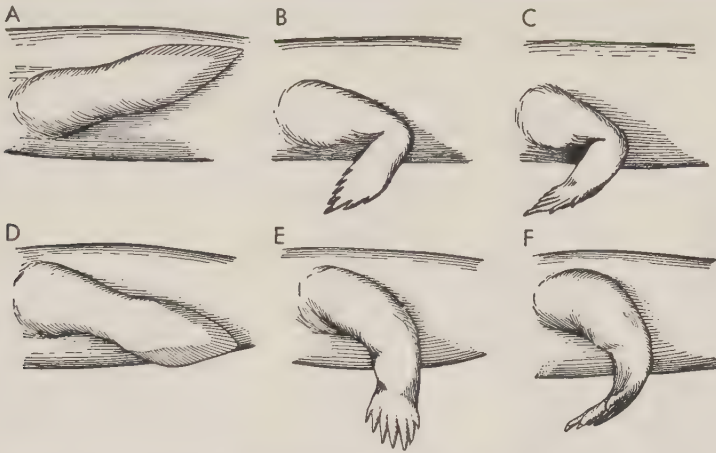


Abb. 147. Stellungsänderung der paarigen Gliedmaßen beim Übergang vom Fisch zum Amphib. A bis C Vorderextremität; D–F Hinterextremität. A, D Stellung bei Fischen; B, E Übergangsstadium; C, F Stellung bei Amphibien (s. Text)

Veränderungen noch keineswegs vollständig geklärt sind, dürfen wir uns vorstellen, daß die Brustflosse dadurch Kontakt mit dem Boden gewann, daß an der nach hinten seitwärts gerichteten Flosse der distale Teil der Extremität am künftigen Ellenbogen scharf nach ventral abgeknickt wurde und so die Zehen (nach Ausbildung eines Scharniergelenkes im Bereich der Handwurzel) unmittelbar nach vorne (kopfwärts) zeigten. Die Bauchflosse, aus der die künftige Hinterextremität hervorging, war augenscheinlich seitwärts ausgestreckt. Durch die Bildung des Kniegelenkes und die Beugung des künftigen Unterschenkels wurde dieser vertikal gestellt. Die Zehen wären jedoch noch seitwärts gerichtet, hätte nicht eine Verlagerung des Kniegelenkes nach vorn und medialwärts und eine Umkonstruktion im Knöchelbereich mit der Möglichkeit zur Einwärtsdrehung des Fußes die Zehen zunehmend in eine anteroposteriore Richtung gebracht.

Funktion und Stellung der Extremitäten

Bei Fischen wird die Vorwärtsbewegung normalerweise durch wellenförmige Bewegungen des Körpers herbeigeführt. Bei den Landwirbeltieren mit primitiven Körperproportionen, wie den Salamandern (Abb. 134 B, S. 193), scheinen Schlangelbewegun-

gen noch einen beträchtlichen Beitrag zur Lokomotion zu leisten, wobei die Extremitäten in großem Maße nur als feststehende Säulen wirken, durch die der Vorwärtsschub der Wellenbewegung des Körpers auf den Boden übertragen wird. Bei den Tetrapoden haben jedoch die Extremitäten im allgemeinen eine aktive und dominierende Rolle bei der Fortbewegung übernommen. Bei primitiven Tetrapoden (wie bei Urodelen, Schildkröten und rezenten Eidechsen) sind die Extremitäten weit vom Körper abgespreizt, wodurch zwangsläufig ein großer Energieaufwand nötig wird, um den Körper vom Boden abzuhalten.

Verbesserungen dieser Situation wurden von zahlreichen Tetrapoden erreicht. Bei den Archosauria bestand eine starke Tendenz zur Bipedie, wobei die kräftigen Hintergliedmaßen nach vorn unter den Körper gebracht wurden. Dadurch wurde nicht nur eine größere Schrittlänge ermöglicht, sondern auch eine unmittelbare Stütze des Körpers durch die vertikal gestellten Beine gewonnen. Auf die Befreiung der Vordergliedmaßen von der Aufgabe der terrestrischen Lokomotion folgte bei den Pterosauriern und den Vögeln ihre Entwicklung zu Flügeln. Auf der anderen Seite kehrten viele Dinosaurier und die Crocodilier zu einer quadrupeden Bewegungsweise

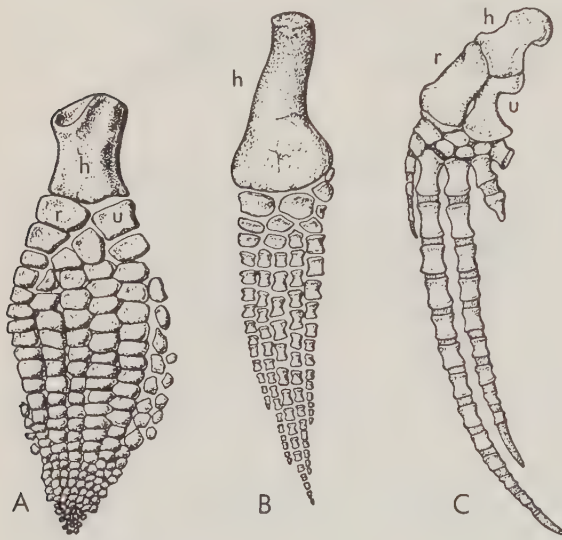


Abb. 148. Umformung des Gliedmaßen skelets der Tetrapoden zu fischflossähnlichen Körperanhängen. Vordergliedmaße A eines Ichthyosauriers, B eines Plesiosauriers, C eines Wals. Bei allen diesen Formen sind die proximalen Elemente (Stylopodium und Zeugopodium) verkürzt und verbreitert, in A ist die Zahl der Phalangen vervielfacht. Abk.: h Humerus; r Radius; u Ulna. (A nach HUENE; B nach WILLISTON; C nach FLOWER)

zurück. Die Vorfahren der Säuger verbesserten ebenfalls ihre Lokomotionsweise und erzielten dadurch eine wirkungsvolle Unterstützung des Körpers, indem sie die Extremitäten parallel zum und nahe an den Körper brachten. Hiervon wurden jedoch sowohl Vorderextremität als auch Hintergliedmaße betroffen. Die Säugetiere sind im allgemeinen leistungsfähige vierfüßige Läufer, obwohl es zahlreiche Abkehrungen von diesem Lokomotionstyp gibt, die von fliegenden bis zu marinen Formen reichen. Eine Rückkehr zur aquatilen Lebensweise ist bei den Tetrapoden nicht ungewöhnlich, und verschiedene Reptilien, wie bestimmte Schildkröten und die ausgestorbenen Plesiosaurier und Ichthyosaurier, entwickelten sekundär marine Typen mit einer Umformung ihrer Gliedmaßen zu „Schwimmflossen“ (Abb. 148). Andere Tetrapoden wiederum haben sekundär ihre Extremitäten reduziert oder verloren (Gymnophionen, verschiedene Eidechsen, Amphisbaenen, Schlangen) und sind zu einer Lokomotion durch schlängelnde Körperbewegungen zurückgekehrt; sie „schwimmen“ gewissermaßen auf oder in der Erde – der Verlust der Extremitäten ist häufig mit einer grabenden oder wühlenden Bewegungsweise korreliert.

Stylo- und Zeugopodium

Der *Humerus* (Abb. 149) der primitiven Tetrapoden war ein kräftiger, an beiden Enden verbreiteter Knochenstab. Bei vielen späteren Formen nahm er eine schlankere Gestalt an. Doch blieben proximale Fortsätze für die Anheftung der Muskeln erhalten, und stets finden wir distal eine gewisse Verbreiterung, da hier die Gelenkflächen für Radius und Ulna ausgebildet sind und außerdem genügend große Flächen für die Ursprungsgebiete der Vorderarmmuskulatur vorhanden sein müssen. Dieser distale, verbreiterte Abschnitt des Humerus wird häufig von Foramina für Nerven zu dem distalen Teil der Extremität durchbohrt, und eine dieser Öffnungen, das *Foramen entepicondyloideum*, bleibt am hinteren (oder inneren) Rand des Humerus bei Mammaliern häufig erhalten. Der säulenförmige *Radius* bildet die Hauptstütze des Unterarms (Abb. 150). Der Schaft der *Ulna* trägt weniger Gewicht, und der Knochen ist meist schwächer ausgebildet. Er vereinigt sich bei vielen Säugern mit dem Radius. Das proximale Ende der Ulna, das *Olecranon* (Ellenbogen), ragt über die Gelenkgrube für den Humerus hinaus und ist ein wichtiges Ursprungsgebiet für die Vorderarmmuskulatur.

Das *Femur* (Abb. 151) besitzt bei primitiven Formen im wesentlichen eine kräftige, stabähnliche Gestalt mit proximalen Fortsätzen, den *Trochanteren*, für die Anheftung von Muskeln. Jedoch ist der Knochen im Gegensatz zum Humerus weder am proximalen noch am distalen Ende sonderlich verbreitert. Bei primitiven Formen

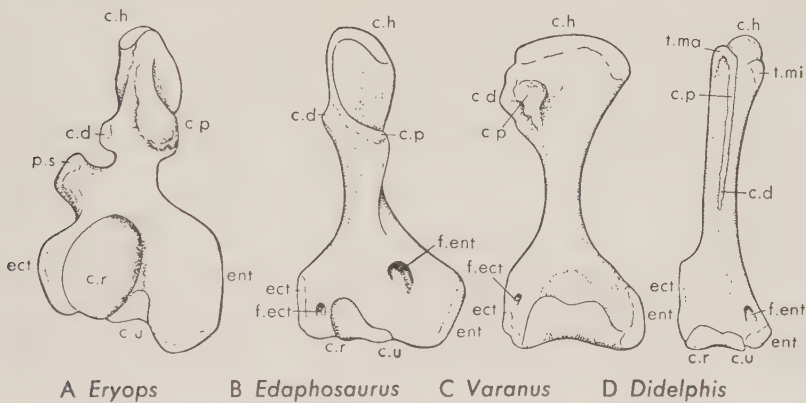


Abb. 149. Humerus A eines paläozoischen Amphibs, B eines primitiven fossilen Reptils, C einer Eidechse, D eines Marsupialiers (Opossum). In A ist der linke, in B–D jeweils der rechte Humerus dargestellt, alle von der Unter- bzw. Vorderfläche gesehen. Die Humeri der primitiven Formen waren kurz, besaßen keinen richtigen Schaft und waren an beiden Enden stark verbreitert. In A und B ist das proximale Ende um ungefähr 90° gegen das distale Ende gedreht und erscheint daher schmal. Bei allen abgebildeten Humeri springt am proximalen Ende eine Leiste vor, an der die Mm. pectoralis und deltoideus angeheftet sind. Bei späteren Formen wurde der Knochen verhältnismäßig lang und schlank, besonders bei kleinen Tieren. Bei primitiven Reptilien war nahe dem Innen- bzw. Hinterrand ein Foramen entepicondyloideum (f. ent), am Außen- bzw. Vorderrand ein Foramen ectepicondyloideum (f. ect) vorhanden. Das erstgenannte Foramen persistiert bei verschiedenen Säugern und bei *Sphenodon*, das letztere bei vielen Reptilien. Abk.: c.d Crista deltoidea; c.h Caput humeri; c.p Crista pectoralis; c.r Condylus radialis; c.u Condylus ulnaris bzw. Trochlea humeri; ect Ectepicondylus für den Ursprung der Extensoren des Vorderarms; ent Entepicondylus für den Ursprung der Flexoren des Vorderarms; f.ect Foramen ectepicondyloideum; f.ent Foramen entepicondyloideum; p.s Processus supinatorius, hilft bei den Reptilien mit, das Foramen ectepicondyloideum zu begrenzen; t.ma Tuberculum majus für die Anheftung der Mm. supra- und infraspinatus; t.mi Tuberculum minus für die Insertion des M. subscapularis.

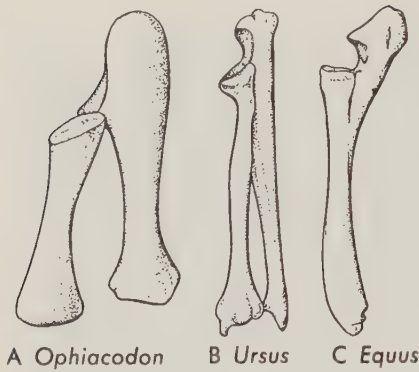


Abb. 150. Radius und Ulna A eines primitiven Reptils, B eines Bären (typischer Zustand bei Säugern) und C eines Pferdes (alle in der Ansicht von vorn bzw. von der Extensorenseite). Der Humerus artikuliert mit der halbmondförmigen Gelenkfläche der Ulna und mit dem benachbarten Radiusköpfchen. Das vorspringende Olecranon der Ulna dient der Insertion des kräftigen M. triceps, der den Vorderarm streckt. Bei vielen Säugern, z. B. beim Pferd, ist der distale Teil der Ulna reduziert und mit dem Radius verschmolzen.

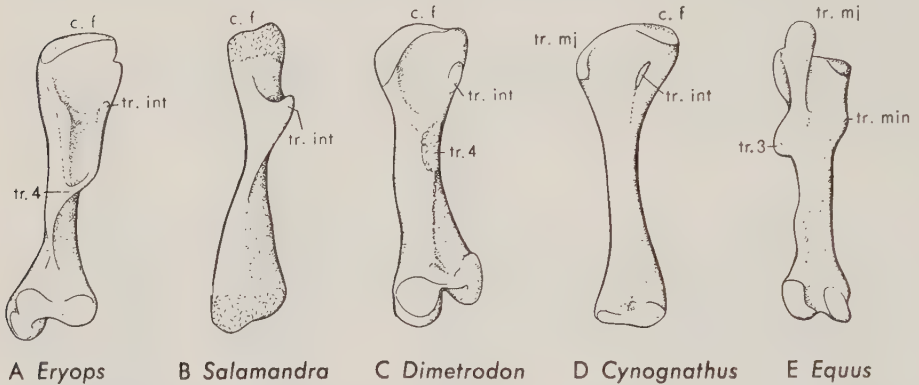


Abb. 151. Linkes Femur A eines primitiven fossilen Amphibs, B eines Schwanzlurchs, C eines primitiven Reptils, D eines säugerähnlichen Reptils, E eines Pferdes (Ansicht der Ventralfläche; proximales Femurende oben, am distalen Femurende Gelenkfläche für die Artikulation mit der Tibia). Abk.: c. f. Caput femoris; tr. int. Trochanter internus primitiver Formen, Insertionsstelle des M. obturator int. oder entsprechender Muskeln; tr. 3 Trochanter tertius der Perissodactyla; für den Ansatz eines Teils der Glutäalmuskulatur; tr. 4 Trochanter quartus, Insertionsstelle von Schwanzmuskeln, die bei vielen Amphibien und Reptilien das Femur nach hinten ziehen; tr. mj Trochanter major der Säuger, für die Insertion der Mm. glutei; tr. min Trochanter minor, für den Ansatz des M. iliopsoas der Mammalia.

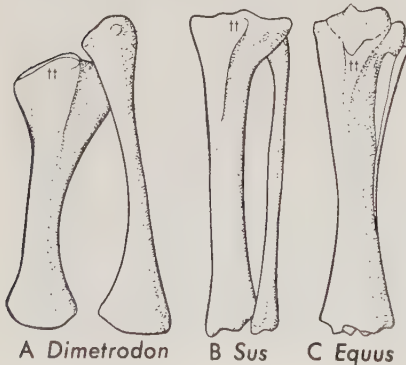


Abb. 152. Linke Tibia und Fibula (Ansicht der Extensoren-[Dorsal]fläche). A Primitives Reptil (Pelycosaurier aus dem Perm), mit einer recht kräftigen Fibula; B Schwein, mit einer vollständig ausgebildeten, jedoch schlanken Fibula (primitiver Säugerzustand); C Pferd, als Beispiel für eine Form mit reduzierter Fibula. Abk.: tt Tuberositas tibiae.

stand das Femur ziemlich horizontal und ragte nahezu gerade vom Acetabulum seitwärts. Der Femurkopf, der die Gelenkfläche für das Hüftgelenk trägt, liegt infolgedessen in der Verlängerung der Schaftachse. Bei einigen Reptilien jedoch und bei allen Säugern, bei denen die Extremitäten nach vorn in eine zur Körperlängsachse parallele Stellung gedreht sind, ist der Kopf notwendigerweise einwärts gewendet und steht in einem mehr oder weniger rechten Winkel zur Schaftachse.

Am Unterschenkel (Zeugopodium) trägt der innere Knochen, die *Tibia*, wie der Radius am Vorderarm, die Hauptlast, und die *Fibula* auf der Außenseite ist (wie die Ulna) schlanker und dient hauptsächlich als Muskelursprungsgebiet und zur Bildung der Gelenkgabel für das Sprunggelenk (Abb. 152). Die beiden Knochen sind jedoch in ihrem Äußeren ihren Partnern am Unterarm ganz unähnlich. Der Tibiakopf ist verbreitert und im Querschnitt dreieckig. Er unterlagert den größeren Teil des distalen Femurendes. Die Fibula hat (abweichend von der Ulna) keinen proximalen Fortsatz, und die wichtigsten Extensoren des Oberschenkels setzen statt dessen an einer vorspringenden Leiste der Tibia an. Das distale Ende der Fibula ist dagegen für den Aufbau der Gelenkgabel des oberen Sprunggelenkes unerlässlich, während die Ulna sich bei vielen Formen nicht oder nur geringgradig an der Bildung des proximalen Handgelenkes beteiligt.

Autopodium (Hand und Fuß)

Der proximale Teil der Hand (*Manus*, Abb. 153–156) besteht aus einer Reihe kleiner Elemente, den *Carpalia*, die eine bewegliche Verbindung zwischen Arm und Fingern herstellen. Der Carpus primitiver Tetrapoden umfaßt ein Dutzend Knochen: drei proximale *Carpalia* – *Radiale*, *Intermedium*, *Ulnare* –, vier *Centralia* und fünf *distale Carpalia* (eines für jeden Strahl). Bei Reptilien und Säugern tritt ein *Pisiforme* auf der ulnaren Seite hinzu¹⁸. Die Geschichte dieser Elemente in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere ist recht kompliziert und uneinheitlich. Sie kann nicht in allen Einzelheiten auf dem hier zur Verfügung stehenden, beschränkten Raum dargestellt werden. Zahlreiche Varianten sind aus den Abbildungen zu ersehen. Es besteht allgemein die Tendenz zu einer beträchtlichen Reduktion oder Fusion der Elemente – besonders zum Verlust der *Centralia* (bei wenigen Formen bleiben mehr als ein oder zwei erhalten) und des 5. distalen Carpale, sowie zu einer Vergrößerung des 4. distalen Elements, das im allgemeinen die beiden äußeren Finger trägt. Die *Carpalia* der Säugetiere lassen sich leicht auf den primitiven Zustand zurückführen; doch werden sie leider mit unterschiedlichen Termini belegt. Ein „Satz“ der gebräuchlichen Nomina ist in Abb. 153 C wiedergegeben.

Distal schließt sich an den Carpus die Mittelhand (*Metacarpus*) an, ihre Skeletelemente sind die *Metacarpalia* (Mittelhandknochen). Die eigentlichen Finger oder Vorderzehen (*Digit manus*) werden von den *Phalangen* gebildet. Die Zahl von fünf Fingern scheint ein primitives Merkmal darzustellen und wird – ausgenommen die „Schwimmflossen“ einiger fossiler Ichthyosaurier – niemals überschritten. Dagegen kommt es vielfach zu einer Reduktion. Die lebenden Amphibien besitzen nur vier Finger an der Hand. Die Dinosaurier und ihre Verwandten neigten zur Rückbildung durch den Verlust der äußeren Finger, und bei den Vögeln bleiben nur die drei inneren Finger im Flügelskelet erhalten. Bei arborikolen primitiven Säugern war der 1. Finger vielfach von den anderen abgesetzt und opponierbar. Er bildete eine Hilfe beim Greifen – Daumen oder *Pollex*. Für die terrestrische Lokomotion ist der Daumen von geringem Nutzen und deshalb bei manchen Laufformen reduziert. Bei den Ungulaten

¹⁸ Die Benennung der *Carpalia* (und *Tarsalia*) durch die verschiedenen Autoren erfolgt nicht einheitlich, und es sind leider mehrere „Nomenklatorsätze“ in Gebrauch.

tritt häufig ein weiterer Verlust der Finger ein. Bei den Paarzehlern – den Artiodactyla – sind die Finger II und V rückgebildet und können verlorengehen. So bleiben nur der 3. und der 4. Finger zurück und bilden die Klaue eines Rindes oder Hirsches. Bei den Unpaarhufern – Perissodactyla – gehen der 5. Finger und der Daumen sehr früh verloren, so daß zunächst ein drei-, zehiger“ Fuß entsteht, und bei den Pferden bleibt lediglich der zentrale Strahl, der 3. Finger, erhalten. Bei den Ungulaten geht die Reduktion der Fingerstrahlen gewöhnlich mit einer Verlängerung der Metacarpalia einher. Somit wird der Extremität ein dritter Gliedmaßenabschnitt zugefügt und eine korrelierte Zunahme der Fortbewegungsgeschwindigkeit erreicht.

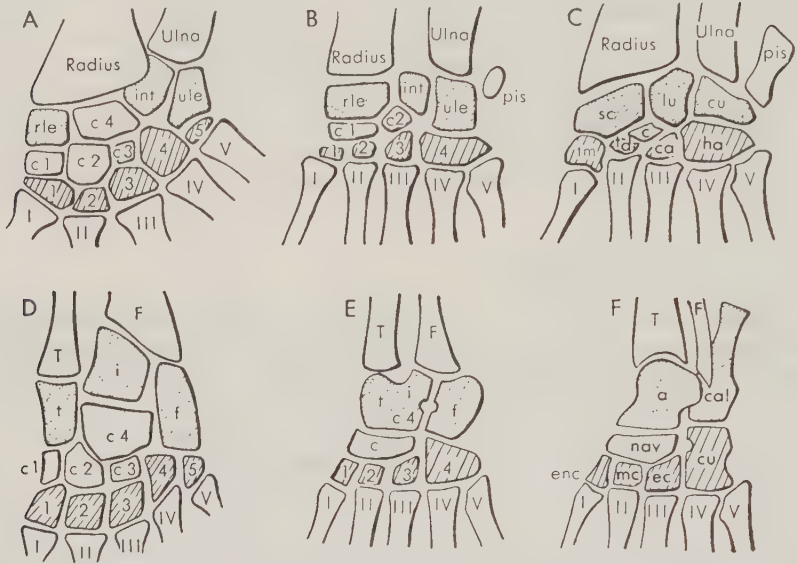


Abb. 153. Carpus (A–C) und Tarsus (D–F). Darstellung der wichtigsten Homologien zwischen einem primitiven Tetrapoden (A, D), einem primitiven Reptil (B, E) und einem Säuger (C, F). Proximale Reihe der Elemente: punktiert; Centralia (und Pisiforme): weiß; distale Carpalia und Tarsalia: schraffiert. Metacarpalia bzw. Metatarsalia durch römische Zahlen bezeichnet, distale Carpalia und Tarsalia durch arabische Ziffern. Abk.: a Astragalus; c, c1–c4 Centralia; ca Capitatum; cal Calcaneus; cu im Carpus: Cuneiforme (in der Humananatomie: Triquetrum), im Tarsus: Cuboid; ec Ectocuneiforme (Cuneiforme III); enc Entocuneiforme (Cuneiforme I); F Fibula; f Fibulare; ha Hamatum; int Intermedium; lu Lunatum; mc Mesocuneiforme (Cuneiforme II); nav Naviculare; pis Pisiforme; rle Radiale; sc Scaphoid; T Tibia; t Tibiale; td Trapezoid; tm Trapezium; ule Ulnare.

Die *Phalangenformel* bezeichnet in abgekürzter Schreibweise die Anzahl der Phalangen eines jeden Strahles (vom 1. Finger an gerechnet). Die Zahl der Glieder bei primitiven Tetrapoden ist unsicher. Bei Amphibien sind es selten mehr als drei. Für primitive Reptilien gilt die Formel 2.3.4.5.3, und diese Phalangenanzahl wird bei verschiedenen Reptilien beibehalten, so vor allem bei den Eidechsen. Beim Übergang von den Reptilien zu den Säugetieren tritt eine Tendenz zur „Vereinheitlichung“ der Phalangenanzahl der Finger auf, und wir finden bei primitiven Säugern allgemein die Phalangenformel 2.3.3.3.3. Dies ist auch die bei Primaten (einschließlich des Menschen) übliche Formel, die aber auch für Nichtsäugetiere, z. B. für viele Schildkröten, zutreffen kann. Bei den Mammalia, bei denen die Zahl der Finger reduziert ist, behalten die persistierenden Strahlen im allgemeinen die typische Zahl der Glieder bei. Sehr selten tritt bei den Amnioten eine sekundäre Vermehrung der Phalangenanzahl der

Finger auf. Die einzigen Ausnahmen bestehen bei den „Schwimmflossen“ aquatiler Formen, wie der ausgestorbenen Ichthyosaurier und Plesiosaurier sowie der Wale.

Die Fußwurzel, *Tarsus* (Abb. 157–160), war bei den primitiven Tetrapoden ähnlich zusammengesetzt wie der Carpus. Sie bestand aus 12 Elementen: drei proximalen

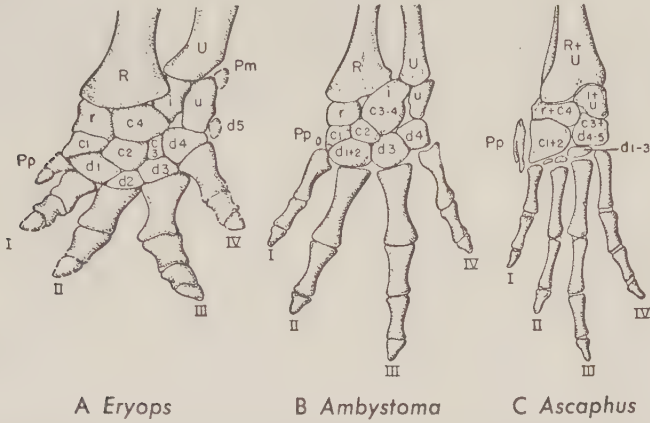
A *Eryops*B *Ambystoma*C *Ascaphus*

Abb. 154. Skelet der linken Hand einiger Amphibien. A Früher Labyrinthodontier; B Schwanzlurch; C Froschlurch; Rekonstruierte Teile in A: gestrichelte Linie. Bei *Eryops* sind alle zwölf Carpalia des primitiven Carpus vorhanden; bei evoluierten Amphibien verschmelzen einzelne Carpalia in unterschiedlicher Weise miteinander. Wie bei den meisten Amphibien sind auch bei den abgebildeten Formen vier Fingerstrahlen vorhanden, obgleich sich bei ihnen Rudimente eines Praepollex finden und bei *Eryops* ein Postminimus neben dem reduzierten fünften Strahl nachweisbar ist. Die Zahl der Phalangen beträgt bei Amphibien üblicherweise zwei oder drei. Abk.: c1–c4 Centralia; ca Capitulum; d1–d5 distale Carpalia; ha Hamatum; i Intermedium; l Lunatum; m 1,3,5 Metacarpalia; p Pisiforme; Pm Postminimus; Pp Praepollex; R Radius; r Radiale; s Scaphoid; td Trapezoid; tm Trapezium; tr Triquetrum; U Ulna; u Ulnare; I–V Finger. (Nach GREGORY, MINER und Noble)

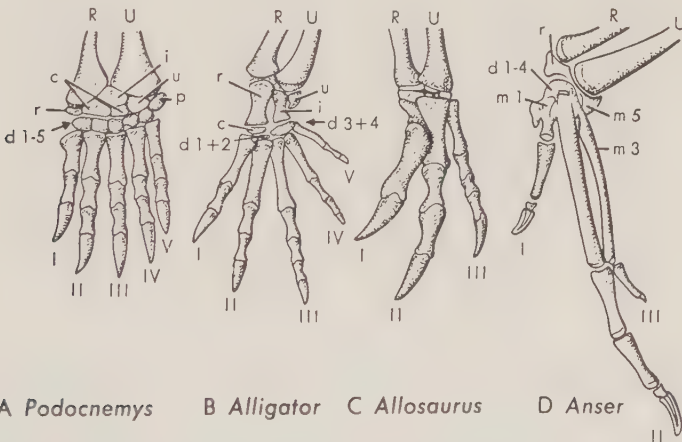
A *Podocnemys*B *Alligator*C *Allosaurus*D *Anser*

Abb. 155. Handskelet A einer Schildkröte, B eines Alligators, C eines carnivoren Dinosauriers, D einer Gans. Abk. wie in Abb. 154. Bei den Vögeln ist das Handskelet auf die ersten drei Strahlen reduziert, die distalen Carpalia und Metacarpalia sind zum Carpometacarpus verschmolzen. Einen bis zu einem gewissen Grade vergleichbaren Aufbau des Autopodiums finden wir bei bestimmten Dinosauriern. (A nach WILLISTON; C nach GILMORE; D nach STEINER)

Tarsalia – Tibiale, Intermedium und Fibulare –, vier Centralia und fünf distalen Tarsalia. Wie an der Hand neigen auch beim Fuß die Centralia zur Reduktion ihrer Zahl, und ebenso geht das letzte distale Tarsale verloren. Viel entscheidender jedoch ist bei allen Amnioten eine bemerkenswerte Veränderung im proximalen Bereich. Das Fibulare persistiert; doch vereinigt sich an der Innenseite des Knöchels das reduzierte Tibiale mit dem Intermedium und einem Centrale zu einem großen Knochen, auf dem sich die Tibia frei bewegt. Dieser zusammengesetzte Knochen wird (mit seinem Säugernamen) gewöhnlich *Astragalus* (in der Humananatomie *Talus*) genannt und das Fibulare, sein lateraler Partner, ganz allgemein, wie bei den Mammalia, als *Calcaneus* bezeichnet. Die proximale Veränderung hängt anscheinend mit der bereits früher

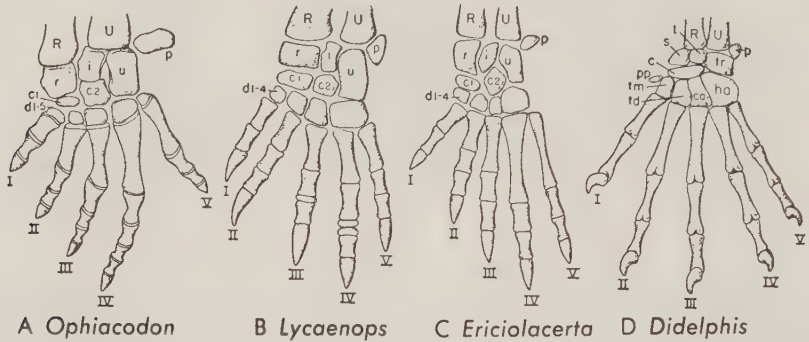


Abb. 156. Phylogenetische Entwicklung des Handskelets der Mammalia. A Primitives Reptil; B primitiver Vertreter der Therapsiden; C höher entwickelter Vertreter der Therapsiden; D primitiver Säuger (Opossum). Abk. wie in Abb. 154. Im Carpus fehlt ein fünftes distales Carpale, die Zahl der Centralia ist von zwei auf eins reduziert; am 3. und 4. Finger sind die „überzähligen“ Phalangen verlorengegangen. (B nach BROOM, C nach WATSON)

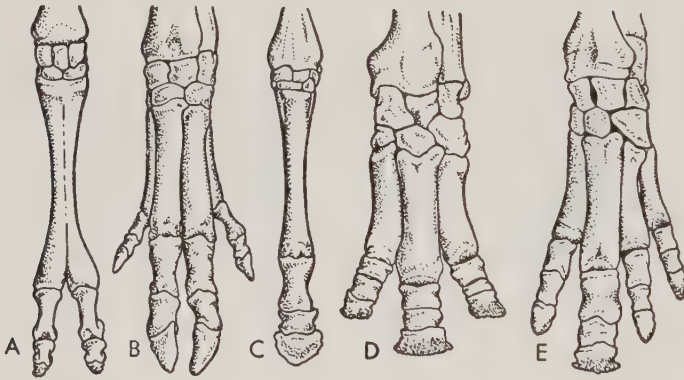


Abb. 157. Linker Vorderfuß verschiedener Ungulaten – Kamel, Schwein, Pferd, Nashorn und Tapir. Die ersten beiden Formen gehören zu den Artiodactyla, bei denen die Symmetrieachse zwischen dritter und vierter Zehe verläuft. Beim Schwein (B) sind die Seitenzehen (II und V) vollständig ausgebildet, aber klein. Bei den meisten Artiodactyla sind – wie beim Kamel (A) – die Metapodien (Metacarpalia) 3 und 4 zum Kanonenbein verschmolzen. Die drei übrigen Formen, deren Vorderfuß ausgebildet ist, gehören zu den Perissodactyla, bei denen die Achse durch die dritte Zehe verläuft. Beim Tapir (E) ist der Daumen verlorengegangen, die übrigen Zehen bleiben erhalten. Bei den rezenten Nashörnern (D) ist auch die fünfte Zehe verschwunden; bei den rezenten Pferden (C) sind zweite und vierte Zehe nur durch die Griffelbeine (reduzierte Metacarpalia) vertreten. (Nach FLOWER)

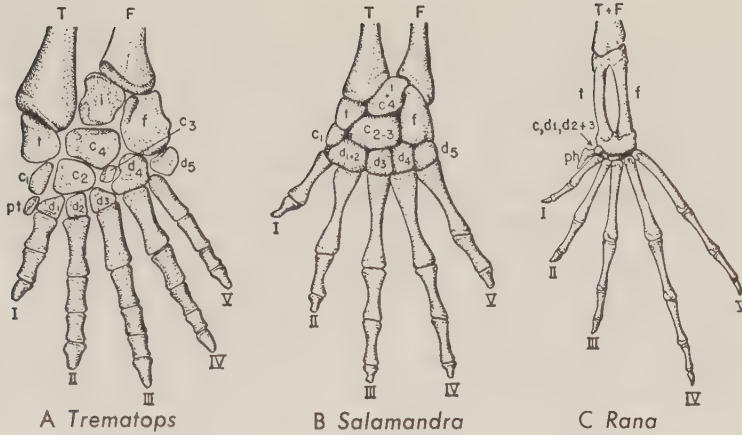


Abb. 158. Fußskelet einiger Amphibien. A Früher Labyrinthodontier; B Schwanzlurch (Salamander); C Froschlurch (Frosch). Der Tarsus von *Trematops* enthält alle Elemente, die wir für die ancestralen Tetrapoden als typisch ansehen, sowie ein zusätzliches Praetarsale. Bei den Urodelen sind die Tarsalia zum Teil verschmolzen. Bei den Anuren haben sich Tibiale und Fibulare so verlängert, daß sie einen zusätzlichen Extremitätenabschnitt bilden. Mit Ausnahme einiger weniger distaler Tarsalia ist das Schicksal der übrigen Tarsalia noch nicht völlig klar. Typischerweise sind fünf Zehen vorhanden – an der Hand dagegen vier Finger –, und die Zahl der Phalangen ist im allgemeinen am Fuß der Amphibien größer als an der Hand (vgl. Abb. 156). Beim Frosch ist ein Praehallux ausgebildet. Abk.: c1–c4 Centralia; d1–d5 distale Tarsalia; F Fibula; f Fibulare; i Intermedium; ph Praehallux; pt Praetarsale; T Tibia; t Tibiale. (A nach SCHAEFFER; B nach SCHMALHAUSEN; C nach GAUPP)

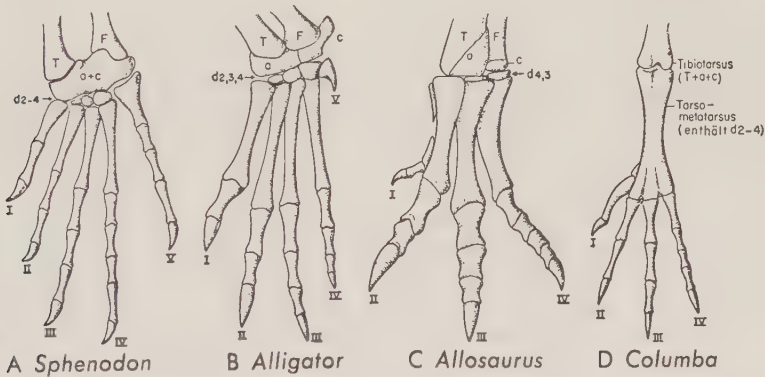


Abb. 159. Fußskelet bei Reptilien und Vögeln. A *Sphenodon*; B *Alligator*; C carnivorer Dinosaurier; D Taube. Bei allen Formen ist eine (bei den verschiedenen Species unterschiedliche) Reduktion und Verschmelzung der Tarsalia erfolgt und zwischen den proximalen und den distalen Elementen des Tarsus hat sich ein Intertarsalgelenk entwickelt. Bei den Vögeln sind die proximalen Tarsalia (Astragalus und Calcaneus) mit der Tibia zum Tibiotarsus und die distalen Tarsalia (d2–d4) mit den vereinigten Metatarsalia zum Tarsometatarsus verschmolzen. Bei den Archosauria (z. B. bei *Alligator* und den Dinosauriern) besteht eine starke Tendenz zum Verlust des fünften Strahls, der bei dem abgebildeten Dinosaurier und adulten Vögeln verschwunden ist. Abgesehen von der fehlenden Verschmelzung der Metatarsalia ist das Fußskelet von *Allosaurus* dem der Vögel sehr ähnlich. Abk.: a Astragalus; c Calcaneus, sonst wie in Abb. 158. (B nach WILLISTON; C nach GILMORE)

erwähnten Notwendigkeit zusammen, daß sich der Fuß im Knöchelbereich nach vorn dreht, damit die Zehen in eine geeignete, nach vorn gerichtete Stellung gelangen. Eine weitere Veränderung am Tarsus besteht bei den Säugetieren in der Entwicklung einer vorspringenden „Ferse“ am Calcaneus. Wie in Kapitel 9 erwähnt, hängt diese Bildung mit der Insertion des großen Wadenmuskels durch die „Achillessehne“ zusammen.

Der Fußwurzel folgt nach distal der Mittelfuß (*Metatarsus*), dessen Skeletstücke als *Metatarsalia* bezeichnet werden. Die Zehen des Fußes, *Digiti pedis*, sind ähnlich gebaut wie die Finger der Hand. Fünf Strahlen scheinen an jedem Fuß der primitive Zustand, und diese Zahl bleibt auch bei den meisten Amphibien und Reptilien erhalten. Bei Dinosauriern und Vögeln hat sich ein dreizehiger Fuß entwickelt, die Zehen II–IV sind nach vorn gerichtet, die Mittelzehe ist der längste Strahl. Die erste Zehe ist rückgebildet oder rückwärts gewendet als Stütze oder Hilfe beim Niedersitzen. Bei den Säugetieren hat sich die 1. Zehe, *Hallux*, frühzeitig – möglicherweise in Verbindung mit einer arboricolen Lebensweise – zu einem Greiforgan spezialisiert. Die Reduktion der Zehenzahl bei schnellaufenden Säugetieren geht parallel mit dem an der Hand beobachteten generellen Verlust des Daumens. Sie führt bei vielen Formen weiter zu einem Zwei-Zehen-Status (*Artiodactyla*) oder zur *Monodactylie* bei den Pferden.

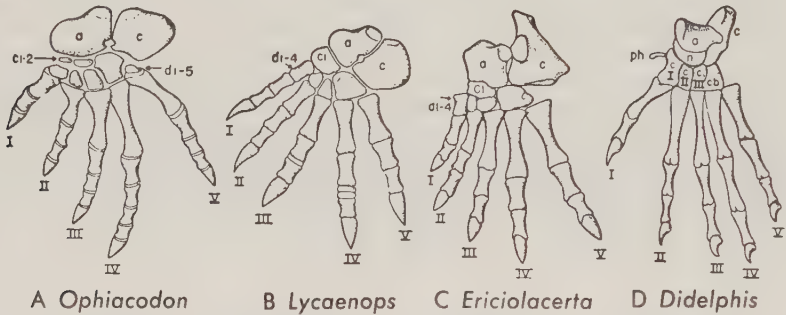


Abb. 160. Evolution des Fußskelets der Mammalia. A Primitives Reptil (aus dem frühen Perm); B primitiver Vertreter der Therapsiden (aus dem späten Perm); C höher entwickeltes säugerähnliches Reptil aus der Trias; D Marsupialier (Opossum). Die wichtigsten Veränderungen bestehen in der Entwicklung einer Rolle am Astragalus (Talusrolle), der Ausbildung einer Ferse am Calcaneus (in C und D), dem Verlust von zwei kleinen Tarsalia und einer Reduktion der Phalangenzahl (Übergangsstadium in B). Abk.: a Astragalus; c Calcaneus; c1–c4 Centralia; cI, II, III Cuneiforme I, II, III; cb Cuboid; d1–d5 distale Tarsalia; n Naviculae; ph Praehallux (ausnahmsweise bei Säugern). (B und C nach SCHAEFFER)

Wie an der Hand neigen die Amphibien zu einer Reduktion der Zahl der Phalangen pro Zehe. Bei frühen Reptilien erscheint eine Phalangenformel von 2.3.4.5.4, die nahezu mit der Phalangenformel der Hand übereinstimmt. Diese Zahl der Phalangen wurde bei den meisten Reptiliengruppen beibehalten (obwohl Schildkröten sowohl am Vorder- als auch am Hinterfuß eine Reduktion zeigen). Wir haben oben den symmetrischen Bau der Zehen bei manchem Dinosaurier und bei den Vögeln erwähnt. Es ist von Interesse, daß diese Symmetrie ohne Veränderung der Phalangenzahl erreicht wurde; denn die lange dritte Zehe hat gemeinhin vier Phalangen, und die beiden kürzeren Zehen (II und IV) haben drei bzw. fünf Phalangen. Bei den Säugern ist die Zahl der Phalangen am Fuß wie an der Hand auf die Formel 2.3.3.3.3 reduziert. Ebenso wie an der Hand bleibt die Phalangenzahl am Fuß bei der Verminderung der Strahlenzahl weitgehend konstant. Nur bei aquatilen Reptilien nimmt – ebenso wie an der Hand – die Zahl der Phalangen zu.

Visceralskelet

Zwischen den Kiemenöffnungen wasserlebender Wirbeltiere liegen knorpelige oder knöcherne Spangen, die Bauteile des als Visceralskelet bezeichneten Skeletsystems. Die visceralen Elemente bilden nur einen bescheidenen Teil des gesamten Skelets. Sie verdienen jedoch besondere Beachtung als wandlungsfähige Skeletstücke, die im Laufe der Phylogenese verschiedene Modifikationen sowohl ihrer äußeren Form als auch ihrer Funktion erfahren haben. **Ursprünglich wirkten alle Elemente als Kiemenstützen, doch wurden früh in der Wirbeltiergeschichte die vorderen Visceralbogen in Kieferspangen umgewandelt.**

Obwohl die Kiemen bei den Amnioten verschwunden sind, bleiben stets bestimmte Teile des Visceralskelets selbst bei den Säugetieren erhalten (und zwar in so verschiedenen Gebieten wie Schädel, Gehörknöchelchen und Larynx).

Auf die Sonderstellung der Kiemenregion hinsichtlich ihrer Muskulatur und deren Innervation werden wir an anderer Stelle eingehen. Hier sei nur erwähnt, daß auch das Kiemenskelet Besonderheiten zeigt, vor allem hinsichtlich der Ontogenese. **Wie andere Knorpelstücke werden die knorpeligen Visceralbogen vom Mesenchym gebildet.** Doch ist dieses Mesenchym – ganz unge-

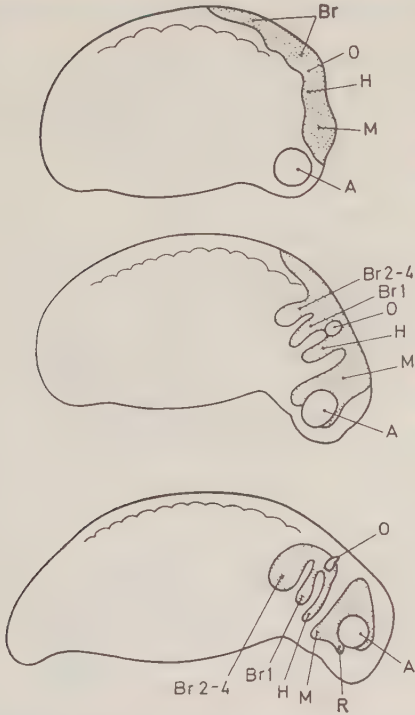


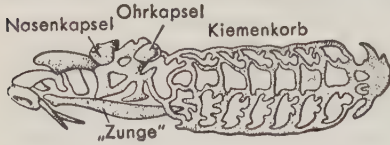
Abb. 161. Salamander-Embryonen in der Ansicht von lateral. Auswandern von Neuralleistenmaterial (punktiert), das Blasteme im Bereich des Kopfes und des Kiemenarms aufbaut. Abk.: A Auge; Br 1–4 Neuralleistenmaterial für den 3.–6. Kiemenbogen (= 1.–4. Branchialbogen); H hyales Mesektoderm; M mandibulares Mesektoderm; O Ohrblase; R rostrales (maxillares) Mesektoderm. (Aus STONE, L. S., J. Exper. Zool. 44, 95–131, 1926)

wöhnlicherweise – nicht mesodermaler Herkunft. Es stammt vielmehr vom Ektoderm der Neuralleiste. Ihre wesentlichen Abkömmlinge sind Bauelemente des Nervensystems. Im Kopfbereich bilden die auswandernden Neuralleistenzellen jedoch auch Mesenchym, das sogenannte *Mesektoderm*. Es baut das Kiemenbogenskelet und außerdem einen Teil des Neurocraniums auf (Abb. 161).

Kiemenskelet

Bei Cyclostomen (Abb. 120, S. 183; 162 A) sind Teile des Kiemenskelets spezialisiert und bilden eine Stütze für die eigentümliche Raspel-, „zunge“. Der Rest formt ein Spangenwerk, das die Kiementaschen umgibt. Hier und – soweit wir sehen – bei den Ostracodermata liegt das Visceralskelet *lateral* von den eigentlichen Kiemen und unmittelbar unter der Haut, deutlich verschieden von der tieferen Lage bei kieferbesitzenden Vertebraten. Ob darin ein primitiver Zustand zu sehen ist oder nicht, bleibt ungewiß. Auf jeden Fall aber bestehen bei allen fortgeschrittenen Fischen die

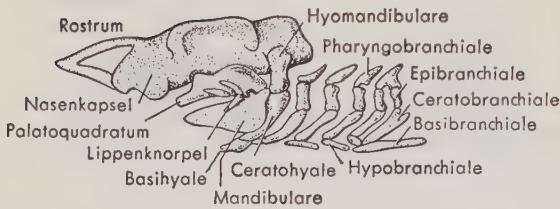
Kiemensstützen (ausgenommen Fälle sekundärer Fusion) aus einer Anzahl mehrgliedriger Stäbe, die in der Wand des Kiemendarmes, jeweils zwischen zwei Kiemenspalten, liegen. Diese Visceralbogen sind serial angeordnet wie die Kiemenspalten. Doch steht diese metamere Anordnung nicht mit der in der Leibeswand beobachteten Segmentierung in Verbindung, die auf der Segmentation der (mesodermalen) Somiten beruht, s. dazu S. 494–496. Jeder typische Kiemerbogen eines kiefermäuligen Fisches (Abb. 162 C; 163 A; 211, S. 285) besteht jederseits aus einem dorsalen Hauptstück, *Epibranchiale*, und einem ventralen Hauptelement, *Ceratobranchiale*. Häufig sitzt dem Epibranchiale dorsal ein *Pharyngobranchiale* auf, und an das Ceratobranchiale



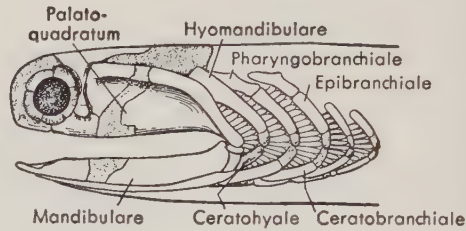
A *Petromyzon*



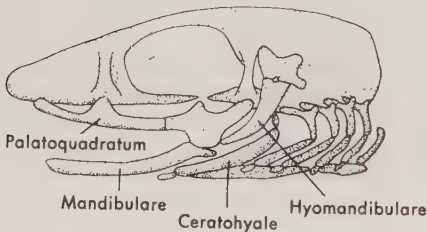
B *Jamoytius*



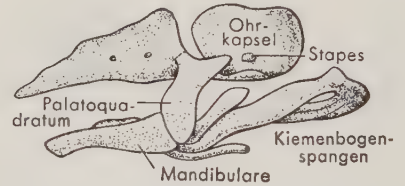
C *Mustelus*



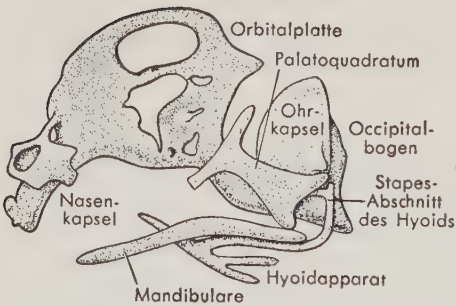
D *Acanthodes*



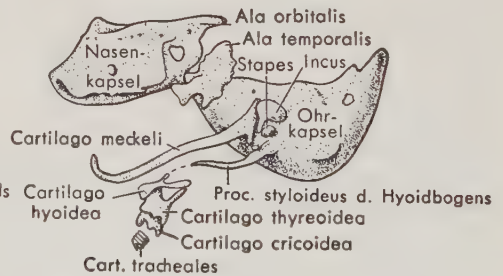
E *Teleosteer*



F *Ambystoma*



G *Sphenodon*



H *Homo*

schließt sich ventral ein kurzes *Hypobranchiale* an. Ventral verbinden mediane Elemente, *Basibranchialia* oder *Copulae*, die Bogen beider Seiten miteinander und mit den folgenden. Die Kiemenspangen tragen im allgemeinen an ihrem Innenrand kurze

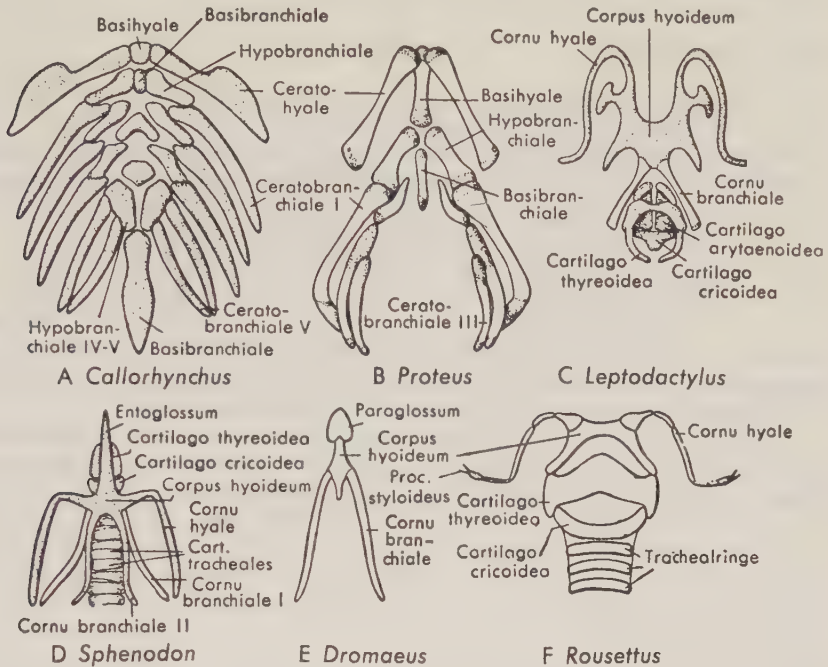


Abb. 163. Kiemensbogenspangen und deren Derivate bei Tetrapoden (in der Ansicht von ventral). A Chimäre; B wasserlebender Schwanzlurch; C Froschlurch; D Reptil, *Sphenodon*; E Emu; F Flughund. In A sind die dorsalen Elemente nicht abgebildet, in C, D und F die Kehlkopfknorpel mit dargestellt. Das Entoglossum in D und das Paraglossum in E sind vordere Knorpel Elemente, die sich vom Zungenbeinkörper aus entwickeln und die Zunge stützen.

Abb. 162. Visceralskelet und Hirnschädel repräsentativer Vertebraten. A–D adulte Stadien; E–H Embryonen. Knorpel: punktiert; Knochen: weiß. A Neunauge; spezialisiertes knorpeliges Kopfskelet, das Neuro- und Viscerocranium anderer Vertebraten nicht ohne weiteres vergleichbar ist; der Kiemenkorb ist in seinem vorderen Abschnitt mit dem Hirnschädel verschmolzen; B Anaspide; der Kiemenkorb dieses ausgestorbenen Ostracodermen besitzt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Kiemenkorb des Neunauges, der Hirnschädel ist nicht erhalten; C recenter Hai; hyostyler Typ der Kieferbefestigung; D paläozoischer Acanthodier, sehr primitiver Knochenfisch; die Sklerotikalplatten der Orbita und ein schlanker Deckknochen ventral vom Mandibulare sind ebenfalls dargestellt; E stark schematisierter Teleosteerembryo; im adulten Zustand sind sowohl Visceralskelet als auch Neurocranium in Deckknochen eingeschlossen; F Schwanzlurch; das Palatoquadratum ist reduziert, die Branchialbogen sind selbst im Embryonal- bzw. Larvalstadium rückgebildet; G Reptil, *Sphenodon*; der Hirnschädel ist unvollkommen ausgebildet (vgl. das Chondrocranium einer Eidechse in Abb. 131 D, S. 191); Hyoid- und Branchialbogen sind zu Hyoidapparat und knorpeligem Stapesabschnitt des Hyoids reduziert; H menschlicher Fetus; das Neurocranium bildet nur die Basis und die Seitenwände des Schädelcavums. Das Palatoquadratum ist zu Alisphenoid und Incus (= Quadratum) reduziert. Der Meckelsche Knorpel (Mandibulare) ist ebenfalls rückgebildet, der proximale Abschnitt im adulten Zustand zum Malleus geworden. Andere Visceralbogenelemente bilden Zungenbein, Proc. styloideus, Stapes, Larynx- und Trachealknorpel. (A und C nach GOODRICH; B nach RITCHIE; D nach WATSON; E nach DAGET; F nach HÖRSTADIUS; G nach HOWES und SWINNERTON; H nach GAUPP, MACKLIN)

Siebfortsätze und an der Außenfläche *Kiemenstrahlen*, welche die Kiemen versteifen (Abb. 248, S. 319). Bei der Mehrzahl der Gnathostomen sind fünf typische Kiemenbögen vorhanden. Die Kiemenbögen der Knochenfische tragen typischerweise auf der dem Kiemendarm zugewandten Seite bezahnte Deckknochen.

Entwicklung der Kiefer

Die Entwicklung der Kiefer war einer der größten Fortschritte in der Wirbeltiergeschichte und führte eine Revolution in der Ernährungs- und der Lebensweise herbei. Die Visceralbögen spielten bei diesem Prozeß eine führende Rolle, denn transformierte Kiemenbögen liefern schließlich die Bauteile für die Entwicklung der Kiefer. Bei den Elasmobranchiern bilden sie sogar den ganzen Kieferapparat. Es scheint, daß sich mit der Ausdehnung der Mundhöhle ein Paar ihr anliegender Kiemenspannen ebenfalls vergrößerte. Das Epibranchiale dieses Bogens wurde zum *Palatoquadratknochen*, der den Oberkiefer der Haie bildet. Das entsprechende Ceratobranchiale wurde zum *Mandibularknochen* des Unterkiefers (Abb. 162 C; 164). Verschiedene Hinweise sprechen dafür, daß die Kiefer nicht aus dem vordersten der ursprünglichen Kiemenbögen hervorgingen, sondern daß ein oder wahrscheinlich zwei vordere Kiemenbögen zugrunde gingen, als sich die Mundhöhle ausweitete.

Bei Knochenfischen und Tetrapoden haben Deckknochen einen Hauptanteil bei der Kieferbildung, und die Beteiligung der Kiemenbogenknochen oder der sie ersetzenden Knochen ist stark eingeschränkt. Zum mindesten persistiert jedoch jener Teil der ursprünglichen Knochen, der das Gelenk zwischen Ober- und Unterkiefer bildet, bis zur Stufe der Reptilien und Vögel, und selbst bei den Mammaliern sind Relikte dieser Elemente vorhanden, wenn auch – wie wir sehen werden – in einer in seltsamer Weise modifizierten Form.

Befestigung der Kiefer

Theoretisch ist es denkbar, daß bei den ancestralen Gnathostomen der Oberkiefer mit dem Hirnschädel unmittelbar, ohne zusätzliches Stützelement, in Verbindung stand. Man bezeichnet diese direkte Befestigung der Kiefer mittels beweglicher Gelenke als *autostylen Typ*. Eine solche erdachte Ahnform ist jedoch als Fossil nie gefunden worden. Die einzig bekannten autostylen Fische sind die spezialisierten Chimären (Abb. 133, S. 192) und die Lungenfische, bei denen jedoch die Autostylie mit einer festen Verbindung des Palatoquadrats mit dem Hirnschädel einhergeht. Bei den meisten „modernen“ Fischen hilft ein Element des zweiten Visceralbogens, des Hyomandibularen, bei der Befestigung des Kiefers am Neurocranium mit. Das ventrale Hauptstück dieses Bogens, das *Ceratohyale*, ist wenig spezialisiert. Das dorsale

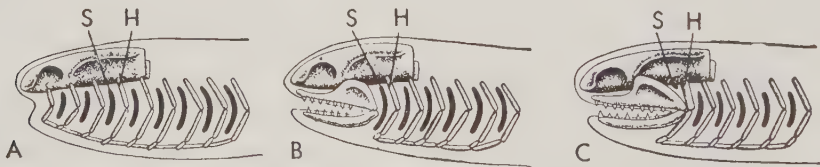


Abb. 164. Evolution der Kiefer und der Hyoidregion. A Primitiver agnathier Zustand; B aus einem Kiemenbogenpaar sind die Kiefer entstanden (zwei vordere Kiemenbögen und -spalten sind wahrscheinlich bei diesem Prozeß verlorengegangen); spiraculäre Kiemenpalte unverändert erhalten, Hyomandibulare nicht spezialisiert; C Zustand bei primitiven kieferbesitzenden Fischen; das Hyomandibulare ist zu einer Kieferstütze geworden, die davor gelegene Kiemenpalte zum Spiraculum rückgebildet. Kiemenöffnungen: schwarz. Abk.: H Hyomandibulare; S spiraculäre Kiemenpalte.

Hauptelement hingegen, das *Hyomandibulare*, wird zu einem kräftigen Stab, der sich dorsal an der Ohrregion des Hirnschädels aufstützt und ventral durch Ligamente fest mit dem Kieferbogen verbunden ist (Abb. 164 C; 165). Bei einigen wenigen Haien wird der Kiefer sowohl durch Vermittlung des Hyomandibulare als auch durch eine direkte Verbindung an dem Neurocranium befestigt: *amphistyler Zustand*. Bei den meisten Haien und bei den Knochenfischen verliert der Oberkiefer jedoch jede

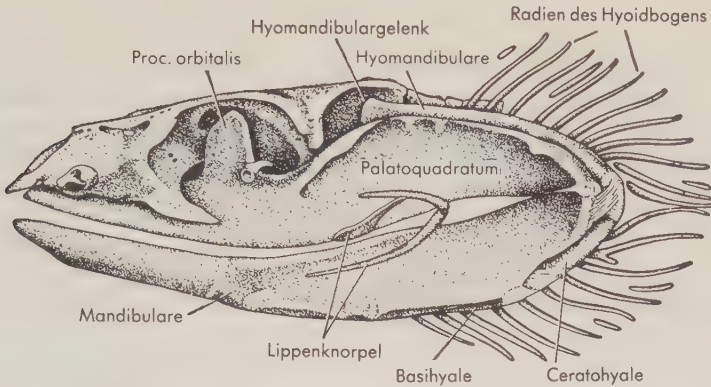


Abb. 165. Kopfskelet eines Haies (*Chlamydoselache*): Neurocranium, Kiefer, Hyoidbogen. (Nach ALLIS)

unmittelbare wichtige Verbindung mit dem Hirnschädel, und die Kiefer sind allein über das Hyomandibulare aufgehängt. Dieser Modus der Befestigung wird als *Hyostylie* bezeichnet. Bei den Tetrapoden wirkt das Hyomandibulare nicht länger als Kieferstütze. Oberkiefer und Gaumenstrukturen bilden ihre eigene Verbindung mit dem Neurocranium und sind daher autostyl.

Kiemenbogenderivate der Tetrapoden

Abgesehen von den larvalen Amphibien haben die Kiemen bei den Tetrapoden ihre eigentliche Aufgabe verloren, und die Kiemenbogen sind entsprechend rückgebildet und abgewandelt. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Elemente, die mit den Kiefern verbunden sind, und des Hyomandibulare (das zu einem Gehörknöchelchen wird) ist an anderer Stelle besprochen (s. S. 465 f.). Die Reste des alten Kiemenbogensystems treten zu zwei Organen in Verbindung, die bei den Tetrapoden eine besondere Rolle spielen, bei den Fischgruppen dagegen wenig entwickelt sind – zur Zunge und zum Kehlkopf (Abb. 162 F–H; 163 B–F).

Der Hauptbaubestandteil der Zunge ist Muskulatur. Der Hyoidapparat ist in die Zungenbasis eingelagert und dehnt sich von da nach hinten und aufwärts in die seitliche Wand des Pharynx aus. Der Hauptteil des Zungenbeinkörpers – *Corpus hyoideum* – wird von einem oder mehreren der medianen ventralen Bogenstücke, die bei den Fischen vorhanden sind, gebildet. Vom Zungenbeinkörper gehen die schlanken Zungenbein„hörner“ – *Cornua* – nach dorsal seitwärts. Sie repräsentieren die ventralen Hauptelemente des Hyoidbogens und der nachfolgenden Branchialbogen der ancestralen Fische. Manchmal sind kleine dorsale Elemente den Spitzen der Zungenbeinhörner aufgesetzt. Bei Amphibien und Reptilien sind häufig drei „Hörner“-paare vorhanden. Die Säugetiere besitzen zwei paarige Zungenbeinhörner, die Vögel nur ein Paar.

Der zu den Lungen führende untere Atemweg wird bei den Tetrapoden durch Knorpelstücke gestützt, die im Bereich des Kehlkopfes modifizierte Teile des Kiemenbogensystems darstellen. Unmittelbar nach dem Abgang des unteren Atemweges aus dem hinteren Teil des Pharynx erweitert sich das Lumen des Rohres zum Kehlkopf, *Larynx* (s. Kap. 11). Der basale Teil des Hyoidapparates liegt im allgemeinen nahe dem Vorderende dieser Erweiterung. Zusätzlich treten Skeletelemente auf, die zumindest zum Teil als modifizierte Derivate des Kiemenbogenskelets anzusprechen sind. Sie bilden ein meist knorpeliges Skelet, das (bei Säugetieren) aus zwei unpaaren Knorpeln, *Cartilago thyreoidea* und *Cartilago cricoidea*, sowie der paarigen *Cartilago arytaenoidea* besteht. Bei den meisten Tetrapoden wird die Lufttröhre, *Trachea*, durch ring- bzw. halbringförmige Trachealknorpel verstärkt, die sich jedoch nicht unmittelbar auf bestimmte Elemente des Kiemenbogenskelets der Fische zurückführen lassen, sondern als Neubildungen des Visceralskelets anzusehen sind.

8 Der Schädel

Der Terminus „Schädel“ wird in recht unterschiedlicher Weise angewandt. In weitestem Sinne umfaßt er alle Skeletelemente im Kopfbereich. Unter diesem Blickpunkt wird man den Neunaugen oder den Haien ebenfalls den Besitz eines Schädels zusprechen, der sich aus einem Neurocranium und einer Reihe isolierter Knorpelstücke zusammensetzt. Im allgemeinen Sprachgebrauch hat der Ausdruck „Schädel“ eine etwas andere Bedeutung. Der „Schädel“ einer jeden Form – von den Knochenfischen bis zum Säuger – ist eine Einheit, bei der Hirnschädel und Oberkiefer durch eine Reihe dermaler Skeletelemente zusammengefügt sind. Der Unterkiefer ist darin nicht eingeschlossen.

Die alten Ostracodermen und Placodermen besaßen anscheinend ein zusammengesetztes Schädelskelet, das einen Schädel in dem oben skizzierten Sinne darstellt. Doch weicht bei den meisten dieser älteren Fische der Schädelbau zu stark ab und ist auch zu unvollständig bekannt, um hier im Detail betrachtet zu werden. Bei den höheren Knochenfischen und allen Tetrapoden finden wir einen gut ausgebildeten Schädel mit vielen gemeinsamen Merkmalen. Aber selbst hier ist es schwer, eine allgemeingültige Beschreibung zu geben, die auf irgendeinem lebenden Typ basiert; denn die meisten rezenten Formen sind so spezialisiert oder um- bzw. rückgebildet, daß die tatsächliche Stammesgeschichte im dunkeln bleibt.

Was das Skelet anbetrifft, so haben wir im Gegensatz zu anderen Organsystemen den Vorteil, daß in vielen Fällen die Knochen der tatsächlichen Vorfahren erhalten blieben. Wir besitzen eine ziemlich vollständige Kenntnis vom Schädelbau der alten labyrinthodonten Amphibien des späten Paläozoikums, deren Schädel gerade den Typ darstellt, von dem sich der Schädel aller späteren Tetrapoden abgeleitet hat. Ferner weicht dieser Typ nicht allzu weit von dem Schädeltyp der fossilen Crossopterygier ab, von denen die Tetrapoden abstammen, und durch sie kann dieses ancestrale Schädelmuster der Tetrapoden mit dem anderer Knochenfische verknüpft werden. Wir wollen deshalb zunächst dieses „zentrale“ Schädelmuster am Beispiel eines embolomeren Labyrinthodontiers aus dem Karbon ausführlich besprechen (Abb. 166) und anschließend die wichtigsten Modifikationen kennenlernen, die bei den verschiedenen Fisch- und Tetrapodengruppen auftreten.

Komponenten des Schädels

Um eine „geistige Verdauungsstörung“ (soweit wie möglich) bei der Beschreibung dieser komplizierten Bauteile zu vermeiden, ist es am zweckmäßigsten, daß man sie in einzelne Komponenten auflöst (Abb. 166, 167). Der Schädel umfaßt sowohl Bestandteile des Exoskelets (Deckknochen) als auch des Endoskelets (Knorpel oder deren knöchernen Ersatz), und zwar somatischer wie auch visceraler Herkunft (s. S. 172). Eine mögliche Methode des Vorgehens wäre, die von jeder dieser drei embryonalen Quellen stammenden Elemente jeweils als Einheiten zu betrachten. Vorteilhafter ist es

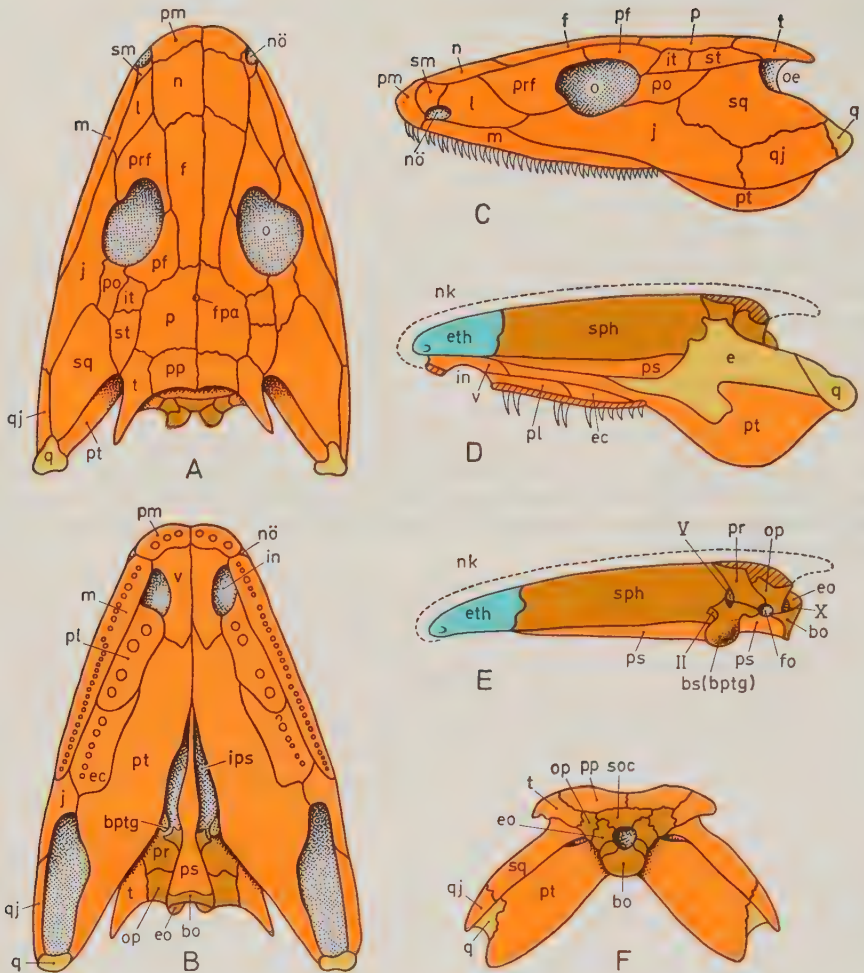


Abb. 166. Schädel eines ancestralen Landwirbeltieres. Der Abb. liegt im wesentlichen der Schädel von *Palaeogyrinus*, einem Labyrinthodontier aus dem Karbon, zugrunde. A Dorsalansicht des deckknöchernen Schädeldaches; B Munddach; C Seitenansicht; D Seitenansicht nach Entfernung des deckknöchernen Schädeldaches (Kontur des Schädeldaches: gestrichelte Linie); dargestellt sind Deck- und Ersatzknochen des Munddaches der linken Seite, dahinter (in der Tiefe) die Elemente des Neurocraniums. Das schraffierte Areal ist die Nahtfläche zwischen Praemaxillare bzw. Maxillare und Palatinum bzw. Ectopterygoid; E Seitenansicht des Neurocraniums; F Ansicht von caudal. Deckknochen: orange; Ersatzknochen im Bereich des Munddaches: hellbraun; Ersatzknochen des Neurocraniums: braun; Knorpel: blau. Abk.: bo Basioccipitale; bptg Basipterygoidgelenk; bs Basisphenoid; e Epipterygoid; ec Ectopterygoid; eo Exoccipitale; eth Ethmoidregion; f Frontale; fo Fenestra ovalis; fpa Foramen parietale; in innere Nasenöffnung (Choane); ips Interpterygoidspalt; it Intertemporale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; nk Nasenkapsel; nō äußere Nasenöffnung; oe Ohreinschnitt; op Opisthoticum; o Orbita; p Parietale; pf Postfrontale; pl Palatinum; pm Praemaxillare; po Postparietale; pp Postparietale; pr Praefrontale; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; soc Supraoccipitale; sph Sphenethmoid; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare; v Vomer; römische Zahlen: Foramina der Hirnnerven. (Nach WATSON und PANCHEN)

jedoch, am primitiven Schädel drei Hauptfunktionseinheiten zu unterscheiden, von denen eine nur vom Exoskelet gebildet wird, während die beiden anderen zusammengesetzt sind:

A. Dermales Schädeldach – eine deckknöcherne Platte, welche Scheitelregion und seitliche Partien des Kopfes überdeckt und sich bis zum Kiefferrand ausdehnt, wo die Knochenplatten die Randzähne tragen. Das Dach ist nicht durchbrochen, abgesehen von Öffnungen für die Nase (*Nares*), die Augen (*Orbitae*) und einem kleinen *Foramen parietale* für ein drittes, medianes Auge. An jeder Seite besitzt das Schädeldach bei

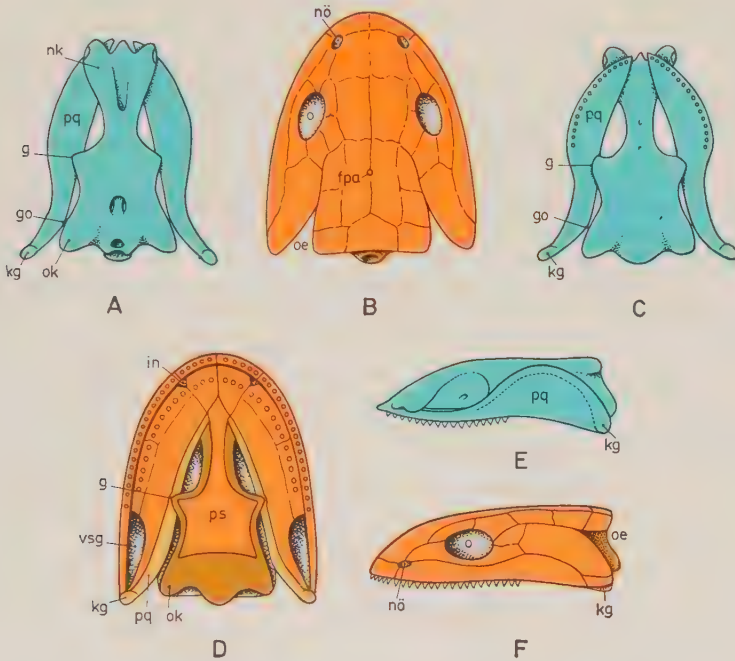


Abb. 167. Komponenten des Schädels. A Dorsale, C ventrale und E laterale Ansicht der dem Endoskelet zugehörigen Elemente des Neurocraniums und des Munddaches beim Hai oder einem Embryo der höheren gnathostomen Vertebraten; B, D, F entsprechende Ansichten mit Deckknochen. In B und F verbindet und bedeckt ein deckknöchernes Schädeldach den Hirnschädel und die vom Endoskelet gebildeten Kiefelemente. In D verstärken Deckknochen die Gaumenelemente des Endoskelets, und ein weiter Deckknochen unterlagert das Neurocranium. Deckknochen: orange; Ersatzknochen im Bereich des Munddaches: hellbraun; Ersatzknochen des Neurocraniums: braun; Knorpel: blau. Abk.: fpa Foramen parietale; g gelenkige Verbindung zwischen Ohrkapsel und Palatoquadratum; kg Gelenkfläche des Palatoquadratus für das primäre Kiefergelenk; in innere Nasenöffnung (Choane); nk Nasenkapsel; nö äußere Nasenöffnung; o Orbita; oe Ohreinschnitt; ok Ohrkapsel; pq Palatoquadratum; ps Parasphenoid; vsg ventrale Schläfengrube.

frühen Tetrapoden hinter der Orbita eine Einkerbung für das Trommelfell, den Ohreinschnitt, der an die Stelle des Spiraculum der Knochenfische getreten ist.

B. Munddach = Palatinaler Komplex. Er umfaßt die Verknöcherungen im Palatoquadratknoorpel (viscerales Element), der bei den Haien den Oberkiefer bildet, und dazu eine Reihe Deckknochen, die im Munddach unter diesem Knorpel entstehen und ihn größtenteils als palatinales Element ersetzen (primäres Munddach). Der vordere Teil dieses Komplexes bildet eine breite Gaumenplatte mit seitlichen Öffnungen im

vorderen Abschnitt für die *inneren Nasenöffnungen (primäre Choanen)*. Hinten wird das Munddach jederseits vom Seitenrand des Schädeldaches durch die *ventrale Schläfengrube (Fossa subtemporalis)* getrennt, durch die der M. adductor mandibulae hindurchtritt, der den Kiefer schließt.

C. Neurocranium, gebildet aus Knorpel des Endoskelets, der in beträchtlichem Ausmaß verknöchert. Seiner Unterfläche liegt bei frühen Tetrapoden und Knochenfischen eine Deckknochenplatte, Parasphenoid, an, die im zentralen Teil des Munddaches entsteht.

Der Schädel der primitiven Amphibien

Dermales Schädeldach. Bei primitiven Tetrapoden umfaßt das dermale Schädeldach eine beträchtliche Anzahl von hauptsächlich paarigen Elementen, die durch Nähte verbunden sind und einen geschlossenen Schädel „panzer“ bilden. Einige dieser Elemente gehen in unterschiedlicher Weise bei den späteren Tetrapoden verloren. Viele behalten jedoch ihre Bedeutung in jeder Gruppe der Wirbeltiere mit knöchernem Skelet. Da es nicht ganz leicht fällt, dem Gedächtnis die vielen Namen einzuprägen, wollen wir als kleine Hilfe die Deckknochen des Schädeldaches (willkürlich) in mehrere Reihen gruppieren (Abb. 168):

(a) Zahntragende Randknochen sind das kleine, oral gelegene *Praemaxillare* und das große *Maxillare*.

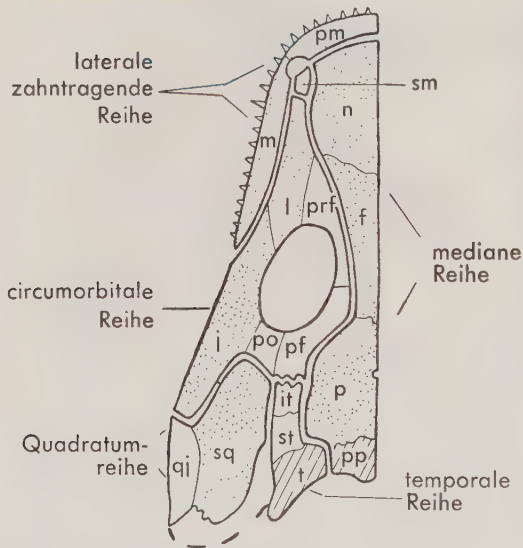


Abb. 168. Schematische Darstellung des Schädeldaches eines primitiven Tetrapoden; die Deckknochen sind auf Grund ihrer Lagebeziehungen (ziemlich willkürlich) zu Reihen zusammengefaßt. (Das kleine Septomaxillare paßt nicht ohne weiteres in eine dieser Reihen.) Die punktiert gezeichneten Deckknochen sind als solche in den Schädel der typischen Säuger übernommen; die schraffiert gezeichneten Elemente am Hinter- rand des Schädeldaches scheinen in das Os occipitale der Säuger einbezogen. Die weiß belassenen Deckknochen sind bei den Mammalia verlorengegangen. Abk.: f Frontale; it Intertemporale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; p Parietale; pf Postfrontale; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; prf Praefrontale; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; sq Squamosum; st Supra- temporale; t Tabulare.

- (b) Als *paarige Elemente* liegen längs der dorsalen Mittellinie *Nasale, Frontale, Parietale* (mit dem Foramen parietale für ein medianes Auge) und *Postparietale*. Abgesehen von dem letzteren sind diese Schädelelemente stets vorhanden.
- (c) Die circumorbitale Reihe besteht aus fünf Knochen, *Praefrontale, Postfrontale, Postorbitale, Jugale* und *Lacrimale*, die ursprünglich einen geschlossenen Ring rund um die Orbita bildeten. Nur *Jugale* und *Lacrimale* bleiben bis zur Säuger- stufe erhalten. Das Tränenbein wird von einem Kanal für den Tränengang durchbohrt. (An dieser Stelle sei auf ein kleines und variables Knochenstück hingewiesen, das in die Wand der Nasenhöhle eingefügt ist und nicht in diese Reihe paßt – *Septomaxillare*.)

- (d) Eine temporale Reihe verläuft von der Orbita nach hinten zum Ohreinschnitt. Diese kleinen Knochen – *Intertemporale*, *Supratemporale*, *Tabuläre* – neigen bei den meisten Tetrapoden zur Reduktion oder zum Verlust.
- (e) Die Quadratumreihe umfaßt zwei Deckknochen, die dem Quadratum aufliegen: das *Squamosum*, ein großes und persistierendes Element, und das *Quadratojugale*. (Vielfach wird diese Reihe auch als Wangenreihe bezeichnet. Doch haben wir diese Bezeichnung vermieden, weil der Begriff „Wange“ bei den Säugetieren eine ganz bestimmte und andere Bedeutung hat.)

Der primitive Amphibienschädel läßt häufig Rinnen am Schädeldach (und an der Außenfläche des Unterkiefers) erkennen, in denen die Seitenlinienkanäle liegen. Bei den Knochenfischen sind diese Kanäle gewöhnlich in den Knochen eingesenkt und werden zu Röhren, von denen porenartige Öffnungen zur Oberfläche führen.

Munddach (Palatinaler Komplex). Zum Munddach (Abb. 166 B, D) gehören neben einigen Deckknochen (s. unten) Ossifikationen, die im Palatoquadratknorpel entstehen, der hier mehr an der Gestaltung des Gaumens (als am Aufbau des Oberkiefers) beteiligt ist. Bei den Tetrapoden sind zwei solcher ersatzknöcherner Elemente vorhanden. Das *Epipterygoid* gelenkt basal mit dem Neurocranium (beweglich bei den meisten Fischen, manchen frühen Amphibien und einigen Reptilien) und strebt aufwärts zum Schädeldach. Dahinter liegt das *Quadratum*, das in allen Klassen, mit Ausnahme der Mammalia, stets am Kiefergelenk beteiligt ist.

Viel stärker jedoch treten im Bereich des Munddaches Deckknochen hervor, die großenteils den Knorpel des Endoskelets und seine Verknöcherungen verdrängen. Das Hauptelement ist das *Pterygoid*, das sich fast über die ganze Länge des Munddaches erstreckt. Es wird vorn und seitlich durch drei kleine Knochen – *Vomer*, *Palatinum* und *Ectopterygoid* – begrenzt (letzteres ist bei vielen späteren Tetrapoden rückgebildet oder fehlt). Im vorderen Teil des Munddaches bilden Vomer und Pterygoid jederseits eine im wesentlichen horizontal gestellte Gaumenplatte. Die beiden Gaumenplatten werden durch einen *Interpterygoidspalt* unterschiedlicher Größe getrennt. Hinter der gelenkigen Verbindung mit dem Neurocranium (*Basipterygoidgelenk*) geht die horizontale Platte in eine vertikal gestellte Platte über, die durch das Pterygoid und das Quadratum gebildet wird. Sie zieht nach rückwärts und auswärts zum Kiefergelenk und bildet die mediale Begrenzung der ventralen Schläfengrube.

Neurocranium (Abb. 166 B, E, F). Bei den Knochenfischen und allen niederen Tetrapoden liegt ein medianer Deckknochen, das *Parasphenoid*, der Unterfläche des Neurocraniums eng an. Es ist oft schwer vom eigentlichen Hirnschädel zu unterscheiden (und tritt bei den Säugetieren und Vögeln nicht mehr als gesondertes Element auf). Im vorderen Abschnitt ist das Parasphenoid schlank und manchmal stäbchenförmig. Nach hinten zu breitet es sich über die Ventralfläche des Hirnschädels aus und kann im Bereich des Basipterygoidgelenkes jederseits Kontakt mit den Pterygoidea gewinnen. Der Hirnschädel selbst ist bei den meisten Knochenfischen und den Tetrapoden gut ossifiziert; aber die Nasenkapsel verknöchert – von den allerältesten Landwirbeltieren abgesehen – nicht, und bei den modernen Amphibien ist die Ossifikation des Schädels allgemein stark reduziert. Bei Formen mit einem weitgehend knöchernen Schädel verschmelzen die Knochen des Neurocraniums häufig im adulten Stadium, so daß die Abgrenzung der Einzelknochen schwierig ist.

Das Occiput (Hinterhaupt) besteht aus einem Ring von vier Knochen – den paarigen *Exoccipitalia* am seitlichen Rand des Foramen occipitale magnum, dem medianen *Supraoccipitale* oberhalb und dem *Basioccipitale* unterhalb dieser Öffnung. Der (ursprünglich einfache) Condylus wird sowohl von den Exoccipitalia als auch vom Basioccipitale getragen. Der N. hypoglossus (N. XII) durchbohrt – ausgenommen den spezialisierten Schädel der modernen Amphibien, wo der Nerv extracranial

verläuft – das Exoccipitale. Die Vagusgruppe (Nn. X und XI) und eine Vene treten gewöhnlich durch das Foramen jugulare unmittelbar vor dem Exoccipitale aus, und der N. IX verläßt hier oder durch eine getrennte Öffnung davor den Schädel. Auf jeder Seite liegt vor den Hinterhauptsknochen die *Ohrkapsel*, die das Innenohr umschließt. Bei primitiven Tetrapoden besteht sie aus zwei knöchernen Elementen: *Prooticum* und *Opisthoticum*. Bei Tetrapoden ist eine äußere Öffnung, die *Fenestra ovalis*, vorhanden, in welche die Fußplatte des schalleitenden *Stapes* (der aus dem *Hyomandibulare* der Fische hervorging) eingefügt ist. Der N. VIII tritt an der Innenfläche der Ohrkapsel in diese ein. Der N. VII verläuft durch einen Kanal im Prooticum zur Außenfläche des Neurocraniums und der N. V durch eine oder mehrere Öffnungen am (oder nahe am) Vorderrand dieses Knochens. Die Schädelhöhle wird im hintersten Abschnitt durch das Supraoccipitale überbrückt. Ansonsten fehlt ihr ein ersatzknöchernes Dach, und das Gehirn wird durch die darüberliegenden Deckknochen geschützt.

Vor der Ohrgegend verschmälert sich der Hirnschädel (meist) sehr stark, da die paarigen Augen beiderseits der Sphenoidregion einen großen Raum einnehmen. Ein wichtiges Element ist hier das *Basisphenoid*, ein medioventraler Knochen, der an seiner Unterfläche von dem deckknöchernen *Parasphenoid* bedeckt wird. In das *Basisphenoid* senkt sich eine Grube für die Hypophyse, *Fossa hypophysialis*, ein (in Abb. 166, S. 226, nicht erkennbar). Ein lateralwärts gerichteter basaler Fortsatz steht mit dem Pterygoid in gelenkiger Verbindung. Ventral durchbohrt die A. carotis interna den Knochen und tritt in den Hirnschädel ein. Die Seitenwände des Neurocraniums sind in der Sphenoidregion bei vielen frühen Tetrapoden nicht verknöchert. Wenn in dem Bereich zwischen den Orbitae eine knorpelige oder knöcherne Schädelseitenwand ausgebildet ist, so sind hier kleine Foramina für die Augenmuskelnerven (Nn. III, N. IV, N. VI) vorhanden. Der N. opticus (N. II) kann hier austreten oder (wie an dem abgebildeten Schädel) das Schädelcavum durch den hinteren Teil der vom Sphenethmoid gebildeten Wand verlassen.

Der Schädel der Knochenfische

Dermales Schädeldach. Nachdem wir den allgemeinen Bauplan des Wirbeltierschädels bei einem repräsentativen und ziemlich primitiven Typ betrachtet haben, können wir nunmehr die Variationen dieses „Themas“ studieren, beginnend mit einem Vergleich dieses Baumusters mit dem Schädel der Knochenfische. Logischerweise werden wir mit den Crossopterygiern anfangen (die heute, abgesehen von einer spezialisierten Form, ausgestorben sind), da sie die Vorfahren der Tetrapoden einschließen. Bei diesen Formen (Abb. 169) können die wichtigsten Elemente des Schädeldaches und des Gaumens leicht in der Terminologie des Tetrapodenschädels angesprochen werden. Sie unterscheiden sich allerdings in gewisser Hinsicht. Vorn bestehen Nasal- und „Rostral“-region aus einem ziemlich variablen Mosaik kleiner Knochen (wahrscheinlich ein primitiver Zustand), und hinten ist eine besondere Reihe „extraskapularer“ Knochen vorhanden, die nicht Teil des eigentlichen Schädels sind. Bemerkenswert sind indessen Unterschiede in den Proportionen. Bei den Crossopterygiern ist der präorbitale Gesichtsschädel recht kurz, der postorbitale Schädelabschnitt dagegen von beträchtlicher Länge, so daß die Knochen im hinteren Schädeldach stark verlängert sind.

Die Dipnoi sind den Crossopterygiern und somit den Tetrapoden-Vorfahren verwandt. Hinsichtlich ihres Schädelbaues (Abb. 170) haben sie sich jedoch unabhängig davon in eine ganz andere Richtung entwickelt. Sie sollen hier nur kurz erwähnt werden. Das Schädeldach hat (besonders bei den lebenden Gattungen) viel von seiner

ursprünglichen Ausdehnung verloren und wird durch verschiedene Platten, die nicht leicht identifiziert werden können, repräsentiert.

Die Strahlflosser (ausgenommen Störe und Löffelstöre) besitzen einen weitgehend verknöcherten Schädel (Abb. 122, S. 184; 171; 172), der in den Hauptkomponenten und deren Anordnung mit dem Schädelbau früher Tetrapoden und der Crossopterygier vergleichbar ist (obwohl der Hirnschädel seltener und in anderer Weise unterteilt ist wie bei den Crossopterygiern). Wenn wir jedoch versuchen, einzelne Knochen zu

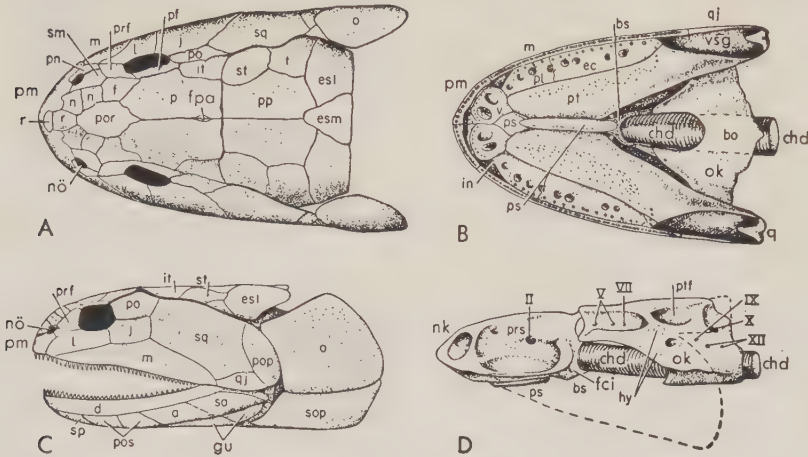


Abb. 169. Schädel eines paläozoischen Crossopterygiers (zusammengesetzt) zum Vergleich mit dem Schädel eines primitiven Landwirbeltieres (vgl. Abb. 166, S. 226). A Dorsalansicht; B Munddach; C Lateralansicht; D Lateralansicht des Hirnschädels. Von dem deckknöchernen Schädeldach eines Crossopterygiers unterscheidet sich das Schädeldach eines Labyrinthontiers primär durch das Fehlen der Opercularia, eine relative Verkürzung des hinteren Schädelabschnitts und eine Verlängerung des vorderen Schädelteils sowie eine Rückbildung kleiner Elemente in der rostralen und nasalen Region. Die Extrascapularia am Hinterrand des Schädels sind keine echten Schädelknochen, sondern vergrößerte Knochenschuppen der Nackenregion. Das Munddach ist bei beiden Formen ähnlich gestaltet. Das Neurocranium der Labyrinthontier ist weniger vollständig verknöchert, besteht aus einem Stück (statt aus zwei wie bei den Crossopterygiern), außerdem fehlt ihm die bei den Crossopterygiern so außerordentlich vergrößerte Chorda dorsalis. Abk.: a Angulare; bo Basisoccipitale; bs Basisphenoid; chd Chorda dorsalis; d Dentale; ec Ectopterygoid; esl, esm Extrascapulare laterale bzw. mediale; f Frontale; fci Foramen a. carotis int.; fpa Foramen parietale; gu Gularia; hy Gelenkverbindung des Hyomandibulare; in innere Nasenöffnung (Choane); it Intertemporale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; nk Nasenkapsel; no äußere Nasenöffnung; o Operculare; ok Ohrkapsel; p Parietale; pf Postfrontale; pl Palatinum; pm Praemaxillare; pn Postnasale; po Postorbitale; pop Praeoperculare; por Postrostrale; pos Postspleniale; pp Postparietale; prf Praefrontale; prs Praesphenoid (Sphenethmoid); ps Parasphenoid; pt Pterygoid; ptf posttemporales Fenster; q Quadratum; qj Quadratojugale; r Rostralia; sa Surangulare; sm Septomaxillare; sop Suboperculare; sp Spleniale; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare; v Vomer; vsg ventrale Schläfengrube; römische Zahlen: Foramina der Hirnnerven. (Die Abb. A und B basieren auf *Eusthenopteron*, C auf *Osteolepis*, D auf *Ectosteorhachis*; nach Angaben von JARVIK, ROMER, SÄVE-SÖDERBERG, STENSIÖ.)

identifizieren, geraten wir in schwere Zweifel. Es ist wahrscheinlich, daß sich die Actinopterygier zu einem außerordentlich frühen Zeitpunkt von der Linie abzweigten, die zu den Crossopterygiern und ihren Tetrapoden-Abkömmlingen führt, und daß infolgedessen ihr Knochenmuster wenig Beziehung zu dem der anderen Gruppen aufweist. Ein erwähnenswerter Unterschied gegenüber den Crossopterygiern und den Tetrapoden besteht darin, daß bei den Strahlflossern, von primitiven fossilen Formen

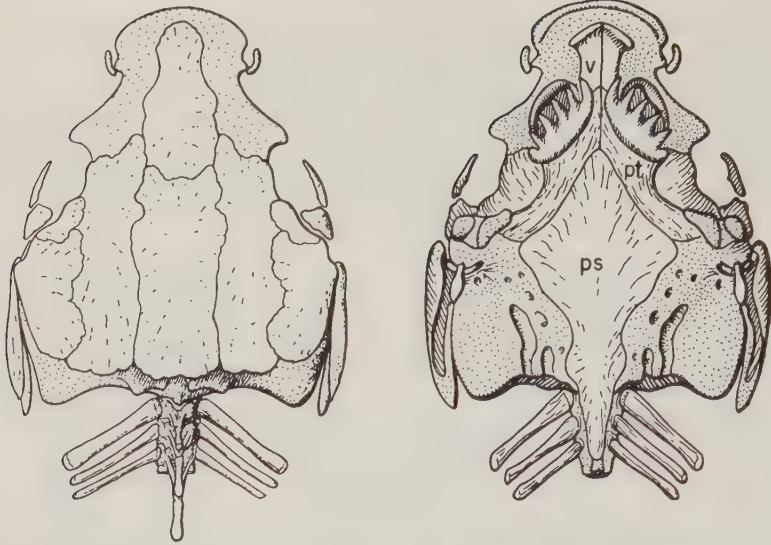
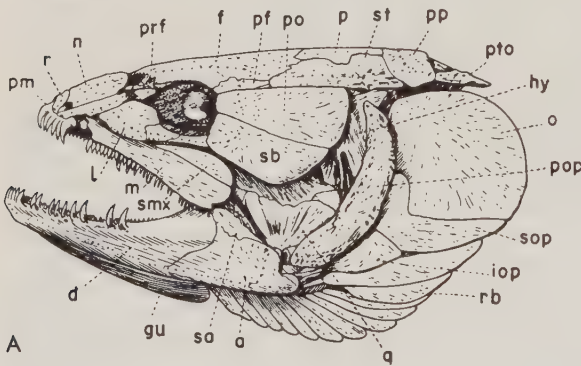
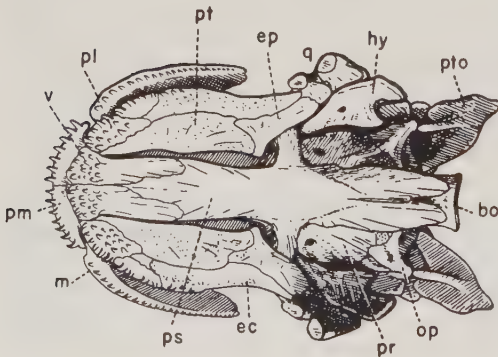


Abb. 170. Schädeldach und Munddach des australischen Lungenfisches, *Epiceratodus*. Der Hirnschädel (punktiert) ist knorpelig, wird jedoch von einem ausgedehnten Parasphenoid (ps) unterlagert. Das deckknöcherne Schädeldach besteht aus einer geringen Zahl großer Knochenplatten, die nicht ohne weiteres mit den Schädelknochen anderer Formen homologisiert werden können. Das Munddach ist mit dem Hirnschädel verschmolzen und enthält als einzige Ossifikationen jederseits ein großes Pterygoid (pt) und einen Vomer (v). Die beiden Pterygoide tragen jeweils eine große, fächerförmige Zahnplatte. An jedem Vomer ist ein kleiner Vomerzahn mit einer Schneidekante vorhanden. (Nach GOODRICH)



A



B

Abb. 171. A Seitenansicht und B Ansicht des Munddaches von *Amia*, dem am geringsten spezialisierten Actinopterygier. Abk.: a Angulare; bo Basioccipitale; bst Radii branchiostegi; d Dentale; ec Ectopterygoid; ep Epipterygoid; f Frontale; g Gulare; hy Hyomandibulare; iop Interoperculare; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; op Opisthoticum; ope Operculare; p Parietale; pf Postfrontale; pl Palatinum; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pop Praeoperculare; pp Postparietale; pr Prooticum; prf Praefrontale; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; pto Pteroticum; q Quadratum; r Rostrale; sa Surangulare; sb Suborbitale; sm Supramaxillare; sop Suboperculare; st Supratemporale; v Vomer. (Die Homologie einiger dieser Skeletelemente mit gleich oder ähnlich benannten Knochen der Crossopterygier und Tetrapoden ist unsicher.) (Nach GOODRICH)

abgesehen, die „Wangen“-region hinter der Orbita deutlich reduziert und ein dem Squamosum entsprechender Knochen normalerweise nicht ausgebildet ist. Außer bei einigen wenigen frühen Formen fehlt ein Foramen parietale. Bei den Actinopterygiern sind die Orbitae im allgemeinen groß, und die Gesichtsregion vor den Orbitae ist (von spezialisierten Typen wie dem Hecht und den Stören abgesehen) kurz und wenig entwickelt. Die Kiefer sind ursprünglich lang und die Maxillae gut ausgebildet. Bei den höheren Actinopterygiern, den Teleostei, hat sich jedoch die Mundspalte verkürzt und das Kiefergelenk rostralwärts verlagert (Abb. 35, S. 67). Es besteht eine Tendenz zur Auflockerung und Rückbildung der Oberkieferregion.

Munddach. Bei den Crossopterygiern sind die knöchernen Elemente des Munddaches (Abb. 169 B) denen ihrer Tetrapoden-Nachfahren gut vergleichbar. Die Deckknochen sind zumeist in jeder Hinsicht identisch.

Bei den Lungenfischen sind die Randzähne des Mundes (ebenso wie die sie tragenden marginalen Knochen) verlorengegangen, und die verbleibende obere Bezaehlung besteht lediglich in einem Paar großer, fächerförmiger Zahnplatten, die mit den Pterygoidea verschmolzen sind, und einem viel kleineren, vorderen Plattenpaar auf den Vomera (Abb. 170 B). Entsprechend finden wir das deckknöcherne Pterygoid kräftig entwickelt, während der Vomer verhältnismäßig klein ist. Die anderen Knochen im Bereich des Munddaches sind verlorengegangen. Das knorpelige Palatoquadratum weist keine Ossifikationen auf und steht mit dem Hirnschädel in einer festen, autostylen Verbindung.

Bei den Actinopterygiern dürfte die Gaumenkonstruktion ursprünglich dem Munddach der Crossopterygier ähnlich gewesen sein. Im Palatoquadratknochen waren zwei oder mehr Ersatzknochen vorhanden. Bei den meisten lebenden Actinopterygiern fehlt ein Basipterygoidgelenk, das Hyomandibulare ist entsprechend groß und gut verknöchert (Abb. 122, S. 184; 171 B; 172 A). Ein zusätzlicher Knochen, das *Symplecticum*, verbindet außerdem in diesem Bereich das Hyomandibulare mit dem Oberkieferkomplex.

Neurocranium. Bei den Lungenfischen ist der Hirnschädel wie die anderen Teile des Skelets rückgebildet und bleibt mit Ausnahme der paarigen Exoccipitalia knorpelig. Störe und Löffelstöre besitzen gleichermaßen ein fast völlig knorpeliges Neurocranium. Der Hirnschädel der altertümlichen Crossopterygier und der älteren fossilen Actinopterygier ist zwar vollständig ossifiziert, doch verknöchern die meisten Schädelnähte während des Wachstums, so daß über die Ausprägung einzelner Skeletelemente nichts ausgesagt werden kann. Bei den höheren Stachelflossern einschließlich der Teleosteer lassen sich an dem gut verknöcherten Neurocranium im allgemeinen die einzelnen Schädelknochen abgrenzen. Viele scheinen den Skeletelementen des Hirnschädels der Tetrapoden zu entsprechen, jedoch sind in der Regio otica bis zu fünf Knochen vorhanden, die sich nicht direkt mit den Otica der Landwirbeltiere vergleichen lassen (Abb. 172 B).

Das Neurocranium der Crossopterygier (Abb. 169 D) ist in vieler Hinsicht, oft bis ins kleinste Detail, dem Hirnschädel der typischen frühen Amphibien ähnlich. Ein entscheidender Unterschied besteht allerdings darin, daß es aus zwei völlig getrennten Teilstücken besteht. Das vordere Segment ist ziemlich fest mit den Bauelementen des Oberkiefers und des Munddaches verbunden und umfaßt Nasen-, Ethmoidal- und Sphenoidalregion. Nach hinten reicht es bis zur Hypophysengrube und dem Basipterygoidgelenk. Das hintere Segment besteht aus der Otico-Occipitalregion. Die beiden Teile sind beweglich miteinander verbunden. Die Chorda dorsalis zieht durch einen Kanal am Boden der hinteren Schädelhälfte und endet in einer grubigen Vertiefung an der Hinterfläche des vorderen Segments. Als eine weitere Spezialisierung des Crossopterygierschädels verbindet sie somit beide Teile zu einer flexiblen Einheit.

Diese ungewöhnliche Konstruktion erschien lange Zeit als ein unüberwindliches

Hindernis für die Ableitung der Tetrapoden von den Crossopterygiern; denn ein derartig gegliederter Hirnschädel war von den „gewöhnlichen“ Wirbeltieren, auch von den hier als Typ herausgestellten primitiven Amphibien, nicht bekannt. So wurde lange Zeit angenommen, daß die Crossopterygier einen extrem spezialisierten Hirnschädel besaßen, zu spezialisiert, um sie als Vorfahren der Tetrapoden erscheinen zu lassen. Erst vor kurzer Zeit wurden Hirnschädel der allerältesten Amphibien aus dem späten Devon gefunden. Bei diesen ist (zu unserer Überraschung und Freude) ein großer Chordakanal vorhanden. Wenn auch die beiden Hirnschädelsegmente nicht

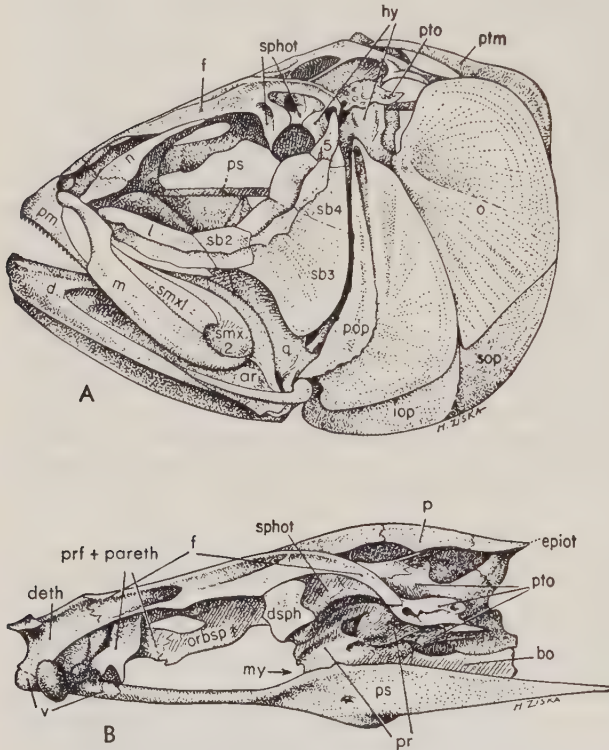


Abb. 172. Schädel eines Teleosteers, *Clupea* (Hering). A Seitenansicht des Kopfskelets mit Operculum; B Seitenansicht des Hirnschädels. Der Teleosteerschädel ist hoch spezialisiert, läßt sich jedoch von einem Grundmuster ableiten, wie es etwa *Amia* (Abb. 171) zeigt. Abk.: ar Articulare; bo Basioccipitale; d Dentale; deth Dermethmoid; dsph Dermosphenoticum; epiot Epioticum; f Frontale; hy Hyomandibulare; iop Interoperculare; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; o Operculare; orbsp Orbitosphenoid; p Parietale; pareth Parethmoidale; pm Praemaxillare; pop Praeoperculare; pr Prooticum; prf Praefrontale; ps Parasphenoid; ptm Posttemporale; pto Pteroticum; q Quadratum; sb 1–5 Suborbitalia; smx 1, 2 Supramaxillaria; sop Suboperculare; sphot Sphenoticum; v Vomer. (Nach GREGORY)

gegeneinander beweglich scheinen, so ist ihre Verknöcherung in zwei Baueinheiten sicher nachweisbar. Hier zeigt sich wiederum (wie auch an vielen anderen Beispielen), daß zunächst für „aberrant“ oder „spezialisiert“ gehaltene Baumerkmale tatsächlich ancestrale Verhältnisse repräsentieren können.

Bei den Actinopterygiern sind Augen und Orbitae im allgemeinen groß, und der Hirnschädel kann dementsprechend zwischen den Orbitae zu einem membranösen *Septum interorbitale* reduziert sein. Bei den meisten Actinopterygiern findet sich hinter der Hypophysenregion am Boden des Neurocraniums ein großer Hohlraum, ein *Myodome*, in dem die Mm. recti des Augapfels ihren Ursprung nehmen.

Der Schädel der Säugetiere

Nachdem wir zuvor die wesentlichen Merkmale des Fischeschädels kennengelernt haben, entspräche es dem üblichen Vorgehen, nunmehr nacheinander die in der Phylogenese abgelaufenen charakteristischen Umwandlungen im Schädelbau der ver-

schiedenen Gruppen der Amphibien, Reptilien, Vögel und schließlich am Ende auch der Säugetiere zu betrachten. Das Hauptinteresse der Leser dieses Buches gilt jedoch ohne Zweifel dem Schädel der Mammalier und seiner Entwicklung aus den primitiven Anfängen heraus. Deshalb sollen anschließend zunächst Evolution und Bau des Säugetierschädels besprochen und erst danach die Besonderheiten der Schädelkonstruktion der anderen Tetrapodengruppen beschrieben werden.

Dermales Schädeldach (Abb. 173–177). Im Aufbau des dermalen Schädeldaches sind bereits beim Übergang von den ancestralen Amphibien zu den Stammreptilien (genauer gesagt zu den captorhinomorphen Cotylosauriern) wichtige Veränderungen eingetreten. Der primitive Reptilienschädel ist im allgemeinen höher und schmaler als der Schädel ancestraler Amphibien. Wichtiger noch ist eine „Verfestigung“ im

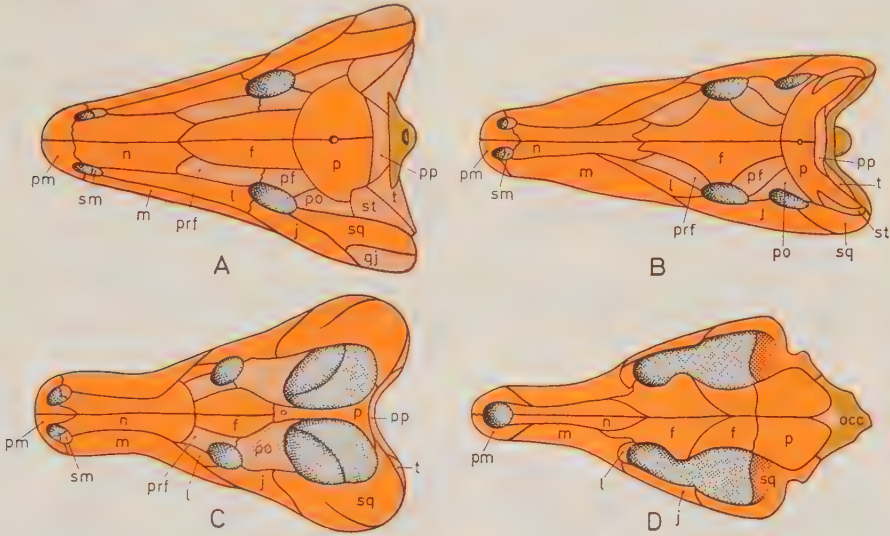


Abb. 173. Schematische Darstellung der Evolution des Schädeldaches der Säugetiere. Die grundsätzlichen Veränderungen bestehen in: (1) dem Verlust zahlreicher primitiver Elemente; (2) der Ausbildung eines Schläfenfensters und der Reduktion des zwischen den paarigen Schläfenöffnungen gelegenen Abschnittes des Schädeldaches auf ein relativ schmales, medianes Areal, das zu einem kräftigen Knochenkamm, der Crista sagittalis, ausgestaltet werden kann. Gleichzeitig vergrößert sich die darunter gelegene Schädelhöhle. Farben wie in Abb. 168, S. 228, jedoch sind die Deckknochen des Schädeldaches, die bei der Evolution des Säugerschädels verlorengehen oder mit anderen Elementen verschmelzen, hier und in den Abb. 174 und 182 schraffiert. Abk.: wie in Abb. 166. Dorsalansicht A eines Stammreptils (Cotylosaurier), B eines primitiven säugerähnlichen Reptils (Pelycosaurier), C eines evoluierten säugerähnlichen Reptils (Therapside), D eines placentalen Säugetieres. Die in Abb. 176 abgebildeten Schädel repräsentieren die Evolutionsstadien B–D.

hinteren Abschnitt des Schädeldaches. Bei den ancestralen Amphibien waren Scheitelregion und seitliche Partie des Schädels (Schläfenregion) durch den Ohreinschnitt teilweise voneinander getrennt, und die beiden Areale standen nur in einer lockeren Verbindung. Bei den Reptilien ist der Ohreinschnitt weggefallen. Seitenteil und Mittelpartie des Schädeldaches sind fest miteinander verbunden, und die im Grenzbeereich der beiden Abschnitte des Schädeldaches angeordneten Knochen der Temporalreihe – Intertemporale, Supratemporale und Tabulare – werden vollständig (Intertemporale) oder weitgehend rückgebildet (Abb. 182, S. 243). Der Hinterrand des Schädels verläuft als annähernd gerade Linie von einer Seite zur anderen, und das Trommelfell, das wahrscheinlich im Ohreinschnitt lag, wurde zwangsläufig nach hinten verlagert.

Schon früh in der Stammesgeschichte der Reptilien hat sich die zu den Säugetieren führende Linie von den basalen Cotylosauriern zu den Pelycosauria des späten Karbons und des frühen Perms (der weniger evoluierten Gruppe der Unterklasse Synapsida) abgezweigt. Diese noch recht primitiven Reptilien zeigen eine Reihe von

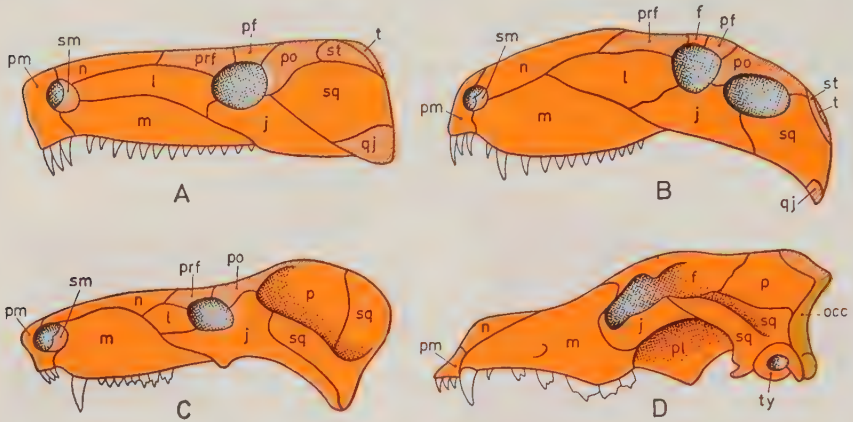


Abb. 174. Schematische Darstellung der Evolution des Schädeldaches der Säugetiere. Die in Abb. 173 wiedergegebenen Evolutionsstadien sind hier in Seitenansicht zu sehen. Farben wie in Abb. 173, Abk. wie in Abb. 176 u. 177. Die Schädel in Abb. 177 entsprechen den Stadien B–D dieser Abbildung.

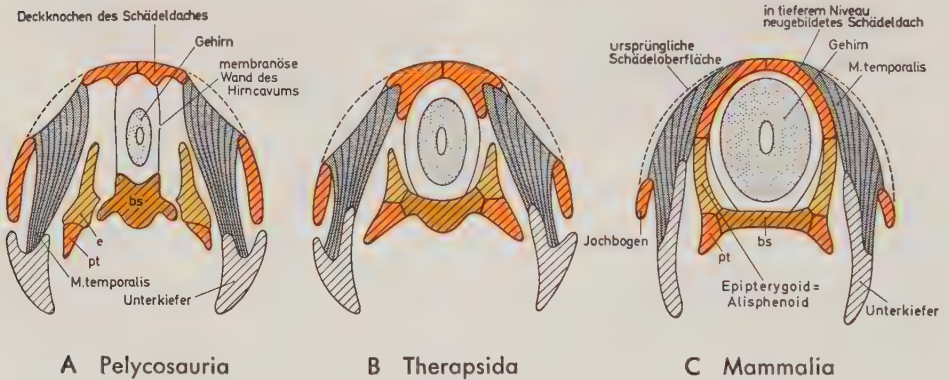


Abb. 175. Evolution des Schädeldaches und des Hirnschädels der Säugetiere. Querschnitte durch Schädel und Kiefer A eines primitiven, B eines höher entwickelten säugerähnlichen Reptils, C eines Säugers. (1) Ein Teil der Seitenwand des primären Schädels, das sich vergrößernde Gehirn umschloß, war ursprünglich membranös. Dieser seitliche Wandbezirk erhielt allmählich eine knöcherne Grundplatte durch Platten, die von den Deckknochen des Schädeldaches nach ventral auswuchsen, und durch die Einbeziehung des Epipterygoids (aus der Gaumenregion) als Alisphenoid in die seitliche Schädelwand. (2) Die so entstandene, aus den Deckknochen des ursprünglichen Schädeldaches hervorgegangene knöcherne Umhüllung des Gehirns bei Säugern erweckt den Eindruck, als sei sie die ursprüngliche Schädeloberfläche. Diese lag jedoch außerhalb und oberflächlich zu den Schläfenmuskeln, was durch eine unterbrochene Linie angedeutet ist. (3) Die Elemente des Munddaches (e Epipterygoid, pt Pterygoid) waren ursprünglich gelenkig mit dem Hirnschädel (Basisphenoid, bs) verbunden; in B und C sind sie mit dem Basisphenoid vereinigt. Deckknochen des Schädeldaches und Munddaches: orange; Ersatzknochen des Neurocraniums: braun; Ersatzknochen des Munddaches (Epipterygoid = Alisphenoid): hellbraun.

Merkmale, die in Richtung auf die Säugetiere weisen. Alle Elemente des Schädeldaches der Stammreptilien sind noch vorhanden, das Supratemporale allerdings nur als kleiner Knochensplitter. Die bedeutsamste Veränderung ist die Ausbildung einer Öffnung in den Deckknochen der Schläfenregion, eines *temporalen Fensters* (Schläfenfenster):

Die bei den primitiven Amphibien unter dem soliden dermalen Schädeldach eingegengten kräftigen Schläfenmuskeln, die den Kiefer schließen, erhalten durch die Ausbildung des Schläfenfensters größere Entfaltungsmöglichkeiten (Abb. 44, S. 78; 175). Wie bereits erwähnt, sind diese Öffnungen bei den Reptilien variabel gestaltet. Es können zwei übereinandergelegene Fenster vorhanden sein oder ein Fenster, das hoch am Schläfendach (beginnend im Bereich des Intertemporale) oder weiter unten (an der Grenze von Squamosum, Jugale und Quadratojugale) entsteht. Bei den Synapsida hat sich eine einzige Schläfenöffnung entwickelt, ein *laterales Temporalfenster*, das zunächst verhältnismäßig klein war und unten, zwischen Postorbitale und Squamosum, lag (*synapsider Typus*).

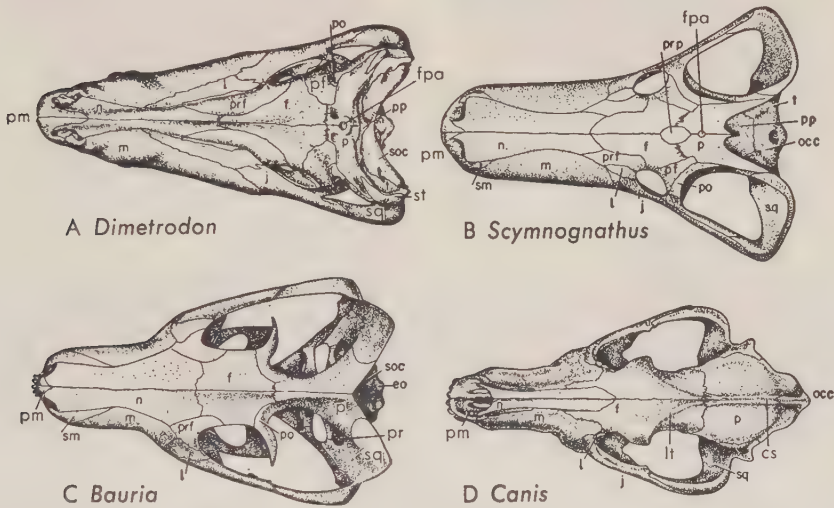


Abb. 176. Evolution des Schädeldaches der Säuger. Dorsalansicht des Schädels A eines primitiven Säugervorfahren aus dem frühen Perm (Pelycosaurier), B eines Vertreter der Therapsiden aus dem späten Perm, C eines progressiven Therapsiden aus der Trias, D eines Hundes. Abk.: cs Crista sagittalis; eo Exoccipitale; f Frontale; fpa Foramen parietale; j Jugale; l Lacrimale; lt Linea temporalis; m Maxillare; n Nasale; occ Os occipitale; p Parietale; pf Postfrontale; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; pr Prooticum; prf Praefrontale; prp Praeparietale; q Quadratum; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare. (B nach WATSON; C nach BOONSTRA)

Bei den Therapsiden, den evoluierten säugetierähnlichen Reptilien, die während des Perms erschienen und deren Blüte bis in die Trias fort dauerte, treten Säugetiermerkmale deutlicher hervor. Das Schläfenfenster vergrößerte sich allmählich. Bei einigen Formen nimmt es nahezu den ganzen Schläfenbereich ein, so daß die ursprüngliche Scheitelfläche zwischen den beiden Temporalfenstern auf einen schmalen Knochenstreifen reduziert wird. Als ventrale Begrenzung des Fensters bleibt eine oft schmale, von Jugale und Squamosum gebildete Knochenspanne übrig, der Jochbogen (Abb. 175). Selbst die Knochenspanne hinter der Orbita verschwindet bei einigen fortschrittlichen Therapsiden und fehlt den primitiven Säugetieren. Das Maxillare

vergrößert sich in Verbindung mit der Entwicklung der großen Canini auf Kosten des Lacrimale. Die beiden äußeren Nasenöffnungen drängen nach der Medianlinie und bilden (wie bei den Schildkröten) eine einzige, knöchern umrahmte Öffnung. Verschiedene primitive Skeletelemente werden zunehmend zurückgebildet und sind im definitiven Säugerstadium verschwunden (Septomaxillare, Praefrontale, Postfrontale, Postorbitale, Supratemporale und Quadratojugale). Die ursprünglich paarigen Postparietalia bilden bei den Therapsiden ein kleines medianes Knochenstück, das (wie anscheinend auch die Tabularia) bei den meisten Säugetieren im Adultstadium in das Occipitale einbezogen wird (Abb. 182, S. 243).

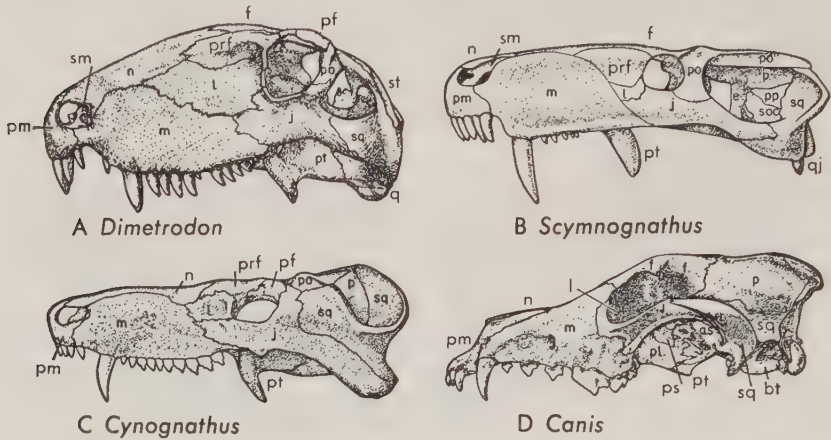


Abb. 177. Evolution des Mammalierschädels. Lateralansicht A eines primitiven Säugervorfahren aus dem frühen Perm (Pelycosaurier), B eines Vertreters der Therapsiden aus dem späten Perm, C eines progressiven Therapsiden aus der Trias, D eines Hundes. Abk.: as Alisphenoid; bt Bulla tympanica (auditiva); e Epipterygoid; f Frontale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; p Parietale; pf Postfrontale; pl Palatinum; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; prf Praefrontale; ps Praesphenoid; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare; ty Tympanicum. (B nach WATSON; C nach BROILI und SCHROEDER)

Das primitive Muster des Schädeldaches der Säugetiere ist bei solchen Formen wie dem Hund (Abb. 176 D; 177 D) im großen und ganzen erhalten geblieben. Bei den verschiedenen Gruppen der Mammalia treten jedoch zahlreiche Variationen der Größenverhältnisse und Lagebeziehungen der Schädelteile auf, die zumeist die Anordnung der Deckknochen betreffen. Die knöcherne Abgrenzung der Orbita gegen das Schläfenfenster, die bei ancestralen Mammalia fehlt, wird bei verschiedenen Säugetiergruppen, insbesondere bei den höheren Primaten, wieder aufgebaut. Bei einigen Formen (vor allem unter den Insectivoren und den Edentaten) kann der Jochbogen unvollständig sein. Der Gesichtsschädel ist bei den Insectivoren und speziell bei ameisenfressenden Formen verschiedener Säugetierordnungen stark verlängert, bei den höheren Primaten verkürzt und gewissermaßen unter den vergrößerten Hirnschädel zurückgezogen. Die äußeren Nasenöffnungen können sich bei Formen mit einer flexiblen Schnauze (wie den Tapiren) oder einem Rüssel (Elefanten) und bei den wasserlebenden Sirenen und Walen auf der Dorsalseite des Gesichtsschädels weit nach hinten verlagern. Bei den Nagetieren ist der M. masseter kräftig entwickelt (s. S. 290), der Gesichtsschädel entsprechend vertieft. Bei kleinen Tieren einer jeden Säugergruppe ist das Gehirn relativ groß, und der Hirnschädel erscheint „ballonartig“ aufgetrieben. Bei großen Tieren und bei Haustieren mit einem relativ kleinen Gehirn,

aber kräftigen Schläfenmuskeln, die somit eine verhältnismäßig kleine Schädeloberfläche besitzen, kann zur Vergrößerung der Ursprungsfläche des *M. temporalis* eine Scheitelkamm, eine *Crista sagittalis*, gebildet werden. Das große, kuppelförmige Schädeldach des Elefanten wird primär nicht durch die Vergrößerung des Gehirns bedingt, sondern entsteht durch die Pneumatisation der Schädelknochen. Nackenmuskeln und -bänder, die den schweren Kopf mit den Stoßzähnen halten, gewinnen auf diese Weise entsprechend große Anheftungsflächen.

Munddach (Abb. 178–180). Die Gaumenkonstruktion der primitiven Amphibien bleibt beim Übergang zu den primitiven Reptilien (wie den *Cotylosauriern*) relativ unverändert erhalten. Vier Deckknochen persistieren, die *Vomera* nähern sich einan-

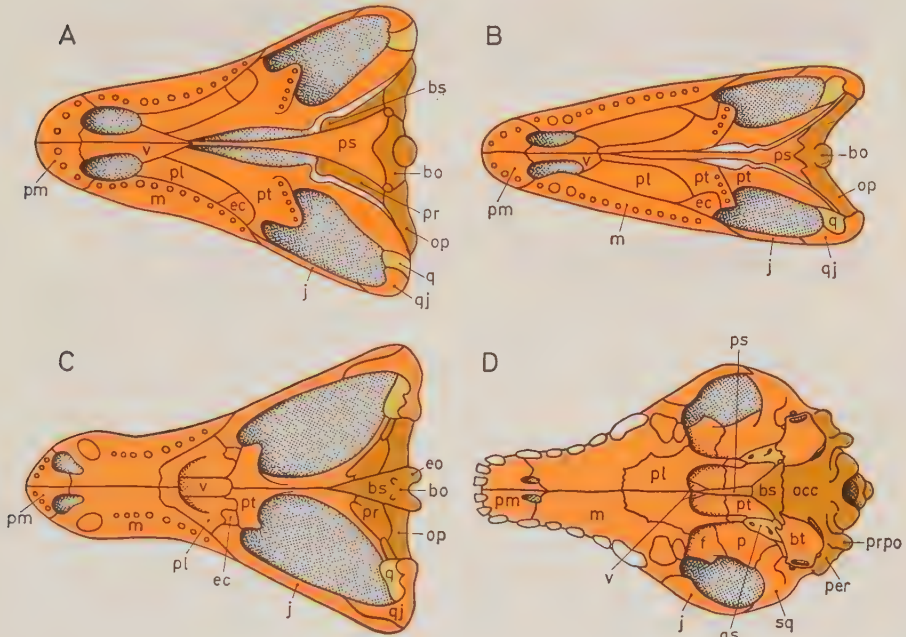


Abb. 178. Schematische Darstellung der Evolution des Munddaches (Gaumen) der Säugetiere. Ventralansicht des Schädels A eines Stammreptils (*Cotylosaurier*), B eines primitiven säugerähnlichen Reptils (*Pelycosaurier*), C eines evoluierten säugerähnlichen Reptils (*Therapside*), D eines placentalen Säugetieres. Die grundsätzlichen Veränderungen bestehen in: (1) der Entwicklung eines sekundären Gaumens; (2) der knöchernen Vereinigung der Elemente des Munddaches mit dem Neurocranium im mittleren Schädelbereich; (3) einer Reduktion des Pterygoids und des Quadratus, das aus dem Schädel skelet herausgelöst und zu einem Gehörknöchelchen wird. Farben wie in Abb. 166, S. 226, Abk. wie in Abb. 180. Die in Abb. 180 abgebildeten Schädel repräsentieren die Evolutionsstadien B–D dieser Abbildung.

der zwischen den beiden Choanen. Das Ectopterygoid bleibt klein, das Pterygoid verläuft noch über nahezu die ganze Länge des Munddaches und bildet eine seitwärts gerichtete, ursprünglich zahntragende Knochenplatte aus. Das Epipterygoid artikuliert im Basipterygoidgelenk mit dem Hirnschädel und entsendet einen stäbchenförmigen Fortsatz gegen das Schädeldach. Das Quadratum bildet die gelenkige Verbindung mit dem Unterkiefer und dehnt sich längs der Innenfläche des Pterygoids nach rostralwärts aus.

Bei den *Pelycosauriern* ist das Munddach im wesentlichen unverändert. Bei den

Therapsiden jedoch tritt eine Reihe von Modifikationen auf, die zu dem Säugertypus des Gaumens führt. Im vorderen Abschnitt der primitiven Mundhöhle bildet sich allmählich ein sekundärer Gaumen aus. Von Maxillare und Palatinum gebildete Knochenplatten überbrücken den Boden der ursprünglichen Wölbung des Munddaches. Die so entstandenen, knöchern umrahmten Kanäle führen die Luft – über die ursprüngliche Lage der primären Choanen hinaus – weiter nach rückwärts, bevor sie

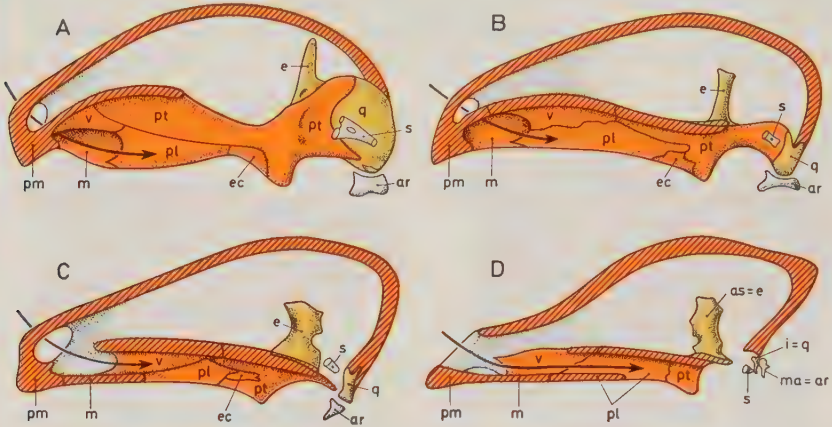


Abb. 179. Schematische Darstellung der Evolution des Gaumens und der Gehörknöchelchen von den primitiven Reptilien zu den Säugern. Paramedianschnitt durch den Schädel, unmittelbar neben der Medianlinie (Schnittfläche schraffiert), Hirnschädel entfernt, so daß die Knochen des Munddaches der rechten Seite von medial sichtbar werden. Zur Illustration der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Gehörknöchelchen sind zusätzlich Stapes und Articulare abgebildet. A Primitiver Pelycosaurier (*Dimetrodon*); B primitiver Vertreter der Therapsiden; C evoluiertes säugerähnliches Reptil; D Säuger. Bei den unter A und B abgebildeten Formen tritt die eingeatmete Luft durch die rostral gelegenen primären Choanen direkt in die Mundhöhle; in C und D ist ein sekundärer Gaumen entwickelt, der primäre Gaumen dagegen etwas rückgebildet. In A ist das Munddach (Quadrato-Pterygoidschuppe) durch das Epipterygoid beweglich mit dem Neurocranium verbunden, in B sind die Gaumenelemente am Hirnschädel fixiert; das Epipterygoid verliert seine ursprüngliche Aufgabe, bleibt jedoch als Alisphenoid bei den Säugern erhalten. In B–D ist das Pterygoid reduziert. Quadratum und Articulare, die das primäre Kiefergelenk bilden, sind zu kleinen Knochenstückchen geworden, die ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben haben, als Gehörknöchelchen (Incus bzw. Malleus) jedoch neue Bedeutung erlangen. Abk.: ar Articulare; as Alisphenoid; e Epipterygoid; ec Ectopterygoid; i Incus; m Maxillare; ma Malleus; pl Palatinum; pm Praemaxillare; pt Pterygoid; q Quadratum; s Stapes; v Vomer. Farben wie in Abb. 166, S. 226.

in die Mundhöhle gelangt. Die ursprünglich paarigen Vomer verschmelzen zu einem einzigen Knochen. Sie vervollständigen den von Maxillare und Palatinum gebildeten Nasenboden unter Praesphenoid und Ethmoid und bilden die Scheidewand zwischen den beiden Nasenhöhlen. Der knöcherne sekundäre Gaumen setzt sich nach hinten in den „weichen Gaumen“ fort, eine schleimhautüberkleidete Muskel-Sehnenplatte. Die Entstehung des sekundären Gaumens bei den säugerähnlichen Reptilien und den Säugetieren dürfte mit der Entwicklung der für die Mammalia charakteristischen konstanten Körpertemperatur verknüpft sein. Diese Konstruktion, die gleichzeitig Atmung und Nahrungsaufnahme ermöglicht, hat sich bei diesen Säugervorfahren als höchst vorteilhaft erwiesen, da bei ihnen die ununterbrochene Atmung zu einer funktionellen Notwendigkeit geworden ist.

Im hinteren Abschnitt des primären Munddaches findet in der zu den Mammaliern

gegenüber dem (bereits beschriebenen) Hirnschädel der primitiven Amphibien wenig verändert und besteht aus dem knöchernen Ring der Occipitalia, aus Pro- und Opisthoticum, einem Basisphenoid und davor einem röhrenförmigen Sphenethmoid. Die äußere Hirnschädelbasis wird von dem dermalen Parasphenoid bedeckt. Insgesamt gesehen ist das Neurocranium der frühen Reptilien im allgemeinen höher und schmaler als der Hirnschädel der Amphibien. Die beiden Orbitae liegen eng beieinander und werden zwischen dem reduzierten Sphenethmoid und der Regio otica durch ein weitgehend membranöses *Septum interorbitale* getrennt. Fast das ganze Gehirn liegt hinter dem Interorbitalseptum.

Bei den säugerähnlichen Reptilien entsprechen die Elemente des Hirnschädels denen der frühen Amphibien und der primitiven Reptilien. Bis zur Säugerstufe treten jedoch wichtige Veränderungen auf (Abb. 183; 184, S. 245). Der Condylus ist nunmehr (wie bei den rezenten Amphibien) paarig, und die Occipitalia sind im adulten Zustand zu einem einzigen *Os occipitale* verschmolzen (zu dem Deckknochenanteile aus dem hinteren Abschnitt des Schädeldaches hinzugekommen sind). Die Ohrkapsel, ursprünglich aus zwei Knochen gebildet, besteht nunmehr im adulten Zustand aus einem komplexen Knochenstück, dem *Perioticum*. Es liegt ziemlich

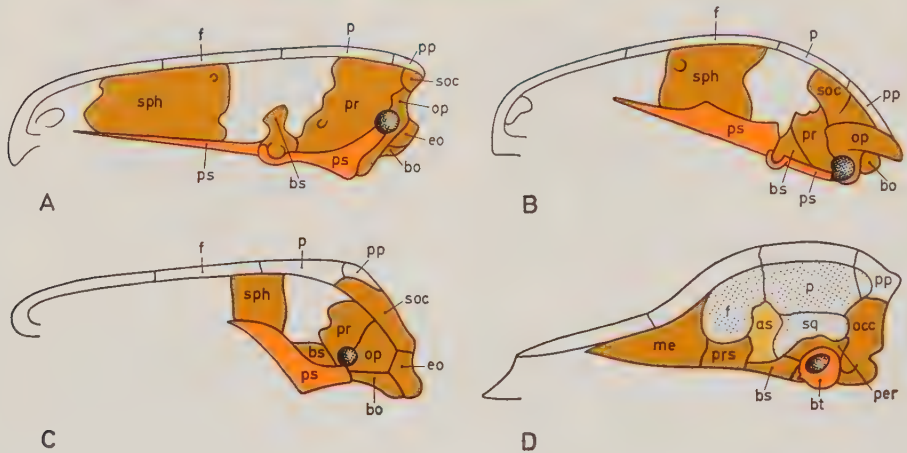


Abb. 181. Schematische Darstellung der Evolution des Neurocraniums der Säugetiere. A Stammreptil (Cotylosaurier); B primitives säugerähnliches Reptil (Pelycosaurier); C evoluiertes säugerähnliches Reptil (Therapside); D placentales Säugetier. Farben wie in Abb. 166, S. 226. Die grundsätzlichen Veränderungen bestehen in: (1) einer Ergänzung der Schädelbasis rostral vom Basisphenoid durch ein Praesphenoid (erhaltenegebliebener Abschnitt des Sphenethmoids) und bei einigen Säugetieren durch ein zusätzliches Mesethmoid; (2) dem Verschwinden des Parasphenoids; (3) dem Einfügen des Epipterygoids als Alisphenoid in die Schädelseitenwand; (4) der Vereinigung der Otica zu einem Perioticum; (5) im Hinzutreten eines Tympanicums (umgewandeltes Angulare); (6) dem Verschmelzen der Occipitalia plus Postparietalia zu einem einzigen *Os occipitale*. Bei den Nichtsäugern wird das Gehirn im wesentlichen vom hinteren Abschnitt der Schädelhöhle aufgenommen (und seitlich speziell von den Otica und den Occipitalia eingeschlossen). Das Sphenethmoid dient nur als Durchtrittsstelle für die vordersten Hirnnerven. Für das vergrößerte Säugetiergehirn müssen nicht nur Sphenethmoid und Epipterygoid (als Praesphenoid und Alisphenoid) zum Aufbau der knöchernen Hirn„kapsel“ beitragen, sondern es wachsen zusätzlich Knochenplatten und -fortsätze (punktiert) von Frontale, Parietale, Postparietale und Squamosum aus, um die seitliche Schädelwand zu vervollständigen. Abk.: as Alisphenoid; bo Basisoccipitale; bs Basisphenoid; bt Bulla tympanica (auditiva); eo Exoccipitale; f Frontale; me Mesethmoid; occ *Os occipitale*; op Opisthoticum; per Perioticum; pr Prooticum; prs Praesphenoid; ps Parasphenoid; soc Supraoccipitale, sph Sphenethmoid. Andere Abkürzungen wie in Abb. 182.

unten an der seitlichen Wand des Hirnschädels, während bei den Reptilien die Ohrkapsel einen relativ großen Teil der Schädelseitenwand bildet. Am Hinterrand des Perioticums kann ein *Processus mastoideus* hervorragen, an den sich häufig nach medial und hinten ein vom Exoccipitale gebildeter *Processus paroccipitalis* anschließt.

Die Paukenhöhle enthält die drei zierlichen Gehörknöchelchen, sie liegt unmittelbar lateral vom Perioticum. Ihre laterale Wand wird vom Trommelfell gebildet. Bei den placentalen Säugetieren gewährt eine knöcherne *Bulla tympanica* (Abb. 180) den Gehörknöchelchen einen ausreichenden Schutz. An der Bildung der Bulla ist ein Deckknochen, das *Tympanicum*, stets beteiligt. Es formt einen Knochenring um das Trommelfell und kann eine blasenförmige Bulla bilden. Bei manchen Säugern tritt ein zweites kleineres Element, das *Entotympanicum*, hinzu, das knorpelig vorgebildet ist, aber keinen Teil des ursprünglichen Tetrapodenschädels darstellt. Es bildet den tieferen Teil der Bulla. Die Entwicklungsgeschichte zeigt uns, daß das Tympanicum ein frühes Element des Reptilienunterkiefers ist, ein Angulare, das seine ursprüngliche Funktion verloren hat und vom Schädel „übernommen“ wurde. Das Entotympanicum ist dagegen eine Neubildung. Bei vielen Mammalia verschmelzen Perioticum und Bulla im adulten Zustand miteinander und mit dem anliegenden Squamosum zu einem Großknochen, dem *Os temporale*.

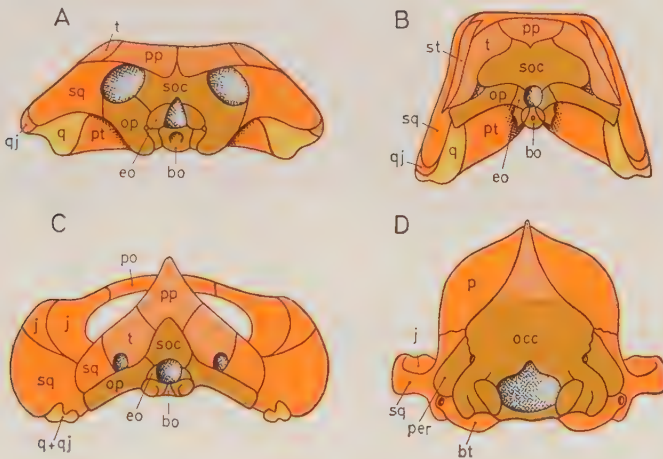


Abb. 182. Schematische Darstellung der Evolution der Hinterhauptregion vom Reptil zum Säugetier. Farben wie in Abb. 166, S. 226. A Primitives Reptil, ähnlich einem primitiven Tetrapoden; B primitives säugetierähnliches Reptil (Pelycosaurier); C evoluiertes säugetierähnliches Reptil (Therapside); Postparietale und Tabularia auf der Hinterhauptsfläche, Condylus occipitalis doppelt; D Säugetier; Occipitalia, Postparietalia und (?) Tabularia sind zu einem einzigen Os occipitale verschmolzen. Abk.: bo Basioccipitale; bt Bulla tympanica (auditiva); eo Exoccipitale; j Jugale; occ Os occipitale der Säugetiere; op Opisthoticum; p Parietale; per Perioticum (einschließlich Mastoid); po Postorbitale; pp Postparietale; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare.

Das *Basisphenoid* persistiert in der Hypophysenregion an der Hirnschädelbasis. Es vereinigt sich oft mit Nachbarelementen (Alisphenoid, Praesphenoid, Orbitosphenoid), so daß ein zusammengesetztes Element von relativ geringer Größe, aber komplexem Aufbau entsteht, das *Os sphenoidale*. Das Parasphenoid ist bei den Säugetieren als selbständiger Knochen verschwunden. Vor dem Basisphenoid wird die Basis des Neurocraniums durch einen kleinen, erhaltengebliebenen Abschnitt des

Sphenethmoids gebildet, durch das *Praesphenoid*, dessen seitliche Flügel als *Orbitosphenoid* bezeichnet werden. Das Praesphenoid kann sich bis zum Vorderende des Hirnschädels ausdehnen, doch wird diese Region bei zahlreichen Ordnungen der Säugetiere durch ein neues Knochenelement des Hirnschädels, das *Mesethmoid*, gebildet. Die Nn. olfactorii treten aus der Nasenhöhle in das Schädelcavum durch die siebartige *Lamina cribrosa* ein, die – gleich in welchem der beiden letztgenannten Knochen sie entstanden ist – den vorderen Abschluß der Hirnschädelbasis bildet. In der Nasenregion sind noch die knorpeligen oder knöchernen Muscheln, *Turbinalia*, zu erwähnen, die (auch ontogenetisch) aus der ursprünglichen Nasenkapsel hervorgehen und an die Skeletstücke angeheftet sind, die nunmehr die Nasenhöhle begrenzen.

Die bisher erwähnten Knochen umfassen den ganzen Katalog der Elemente, die zum eigentlichen Neurocranium gehören. Wenn wir jedoch den Hirnschädel eines typischen Säugers (Abb. 183) untersuchen, zeigt sich, daß sie wenig mehr als den Boden und die Hinterwand des Neurocraniums bilden. Das Säugergehirn hat sich zu einer solchen Größe entwickelt, daß der eigentliche Hirnschädel nicht mit dessen

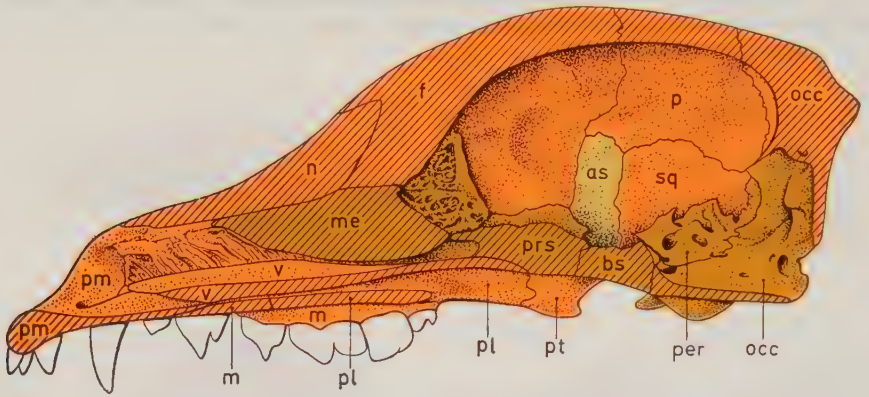


Abb. 183. Mediansagittalschnitt durch den Schädel eines Hundes (Farben wie in Abb. 166, S. 226; Schnittflächen schraffiert). Aus der Abb. wird deutlich, daß die Mehrzahl der Knochen, die das Hirnschädelcavum begrenzen, Deckknochen sind (f, p, sq); selbst das Os occipitale enthält einen deckknöchernen Anteil. Abk.: as Alisphenoid; bs Basisphenoid; f Frontale; m Maxillare; me Mesethmoid; n Nasale; occ Os occipitale; p Parietale; per Perioticum; pl Palatinum; pm Praemaxillare; prs Praesphenoid; pt Pterygoid; sq Squamosum; v Vomer.

Wachstum Schritt halten konnte. Der größte Teil der knöchernen Schädelwand, die bei adulten Säugern das Gehirn umschließt, hat sich aus anderen Quellen abgeleitet.

Die über dem Gehirn liegenden Deckknochen, Parietale und Frontale, die bei frühen Reptilien ein breites Dach bilden, sind bei den primitiven säugerähnlichen Reptilien in ihrer Ausdehnung stark reduziert. Diese Rückbildung resultiert aus der Vergrößerung der temporalen Fenster (Abb. 175 A, S. 236). Bei Therapsiden und Mammaliern haben sich diese beiden Deckknochen *wiederentwickelt*, indem von ihrer Unterfläche Knochenplatten unter der Schläfenmuskulatur nach abwärts auswuchsen, welche die Ober- und Seitenfläche des Gehirns überdecken (Abb. 175 B, C). Wie aus den Abbildungen ersichtlich, sind diese neuen Schädeloberflächen nicht Teile des alten Schädeldaches, sondern Neubildungen in einem tieferen Niveau. Aber trotz dieser Neubildung würde eine Lücke in der lateralen Schädelwand bestehenbleiben, könnte nicht noch eine andere Möglichkeit vorteilhaft genützt werden. Das alte Reptilien-Epipterygoid, Teil des Palatoquadratus, bildete ursprünglich die Verbindung zwischen Pterygoid und Neurocranium. Als sich in der Evolution der Säuger

Gaumen und Hirnschädel vereinigten, ging die ursprüngliche Funktion verloren. Das Epipterygoid persistiert jedoch als kleine Knochenplatte. Bei den Säugetieren ist es in den Hirnschädel eingefügt und schließt als *Alisphenoid* die Lücke in der Schädelseitenwand (Abb. 179 D, S. 240; 181; 183).

Insgesamt gesehen ist also die vergrößerte Hirn„kapsel“ eines Säugetieres aus verschiedenen und verschiedenwertigen Teilen zusammengesetzt. **Der ursprüngliche Hirnschädel liefert wenig mehr als die Basis des Neurocraniums.** Deckknochen des ursprünglichen Schädeldaches und das Alisphenoid, das aus der Gaumenregion „entlehnt“ wurde, sind mit herangezogen, um die Wände und das Dach des nunmehr vergrößerten Schädels zu bilden.

Öffnungen (Foramina) im Hirnschädel (Abb. 184). Wir haben früher die verschiedenen Öffnungen für Nerven und Gefäße erwähnt, die im Hirnschädel der niederen Tetrapoden vorhanden sind, und wollen nunmehr die Situation bei den Mammaliern kurz betrachten. Obwohl hier manche Öffnungen die gleichen sind, tragen sie (unglücklicherweise) andere Namen. Ferner hat die Einbeziehung des Alisphenoids

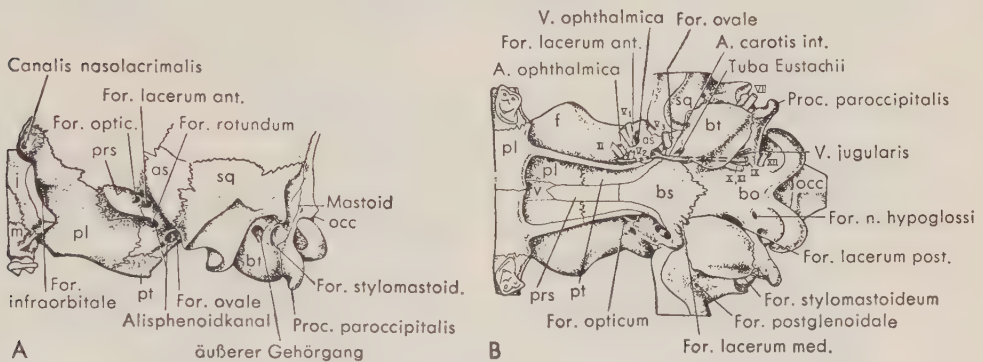


Abb. 184. Foramina an der Schädelbasis eines Hundes A in der Ansicht von lateral, B von ventral. In B sind der N. opticus, die Branchialnerven, die A. carotis int., die A. maxillaris int. (im Alisphenoidkanal) und die V. jugularis int. an ihren Eintritts- bzw. Austrittsstellen dargestellt. Abk.: as Alisphenoid; bo Basisoccipitale; bs Basisphenoid; bt Bulla tympanica; f Frontale; j Jugale; m Maxillare; occ Os occipitale; pl Palatinum; prs Praesphenoid; pt Pterygoid; sq Squamosum; v Vomer.

und der Bulla tympanica in die Wandung des Hirnschädels veränderte Verhältnisse geschaffen.

Bestimmte Foramina und Kanäle, die an der Außenfläche des Schädels sichtbar sind, führen nicht in das Schädelcavum. Hierzu gehören u. a.: das *Foramen incisivum* vorn im Gaumen (an der Grenze von Praemaxillare und Maxillare), durch das der Ductus nasopalatinus verläuft, der bei einigen Säugern das Organon vomeronasale mit der Mundhöhle verbindet (s. S. 445); das *Foramen infraorbitale*, das (manchmal zu einem Kanal verlängert) Nerven und Gefäße aus der Orbita zur Schnauzenregion führt; der *Canalis nasolacrimalis*, der den Tränennasengang enthält; der *Alisphenoidkanal*, der bei einigen Formen den gleichnamigen Knochen durchbohrt und durch den ein Zweig der A. carotis interna (A. maxillaris int.) nach vorn in die Gaumenregion zieht; der *Meatus acusticus externus*, der vom Trommelfell nach auswärts führt; die Öffnung in die Bulla tympanica für die Tuba Eustachii; der *Canalis caroticus*, durch den die A. carotis interna vor und unter der Bulla nach vorn verläuft.

Von den Öffnungen, die das Schädelcavum mit der Oberfläche verbinden, seien erwähnt: das *Foramen opticum* im Orbitosphenoid für den N. opticus; die *Fissura*

orbitalis superior (= Foramen sphenorbitale = Foramen lacerum ant.) vor dem Alisphenoid, durch das im typischen Fall die Nn. III, IV, VI und ein Ast des N. V verlaufen; das *Foramen rotundum* und das *Foramen ovale*, die gewöhnlich das Alisphenoid durchbohren und den 2. bzw. 3. Ast des N. trigeminus beherbergen; ein *Foramen lacerum anterius* (im englischsprachigen Schrifttum *medium*) hinter dem Alisphenoid, durch das die A. carotis interna in das Schädelcavum gelangt (der 3. Ast des N. V kann auch durch diese Öffnung statt durch ein Foramen ovale austreten); das *Foramen stylomastoideum* hinter der Bulla tympanica, durch das der N. VII, nachdem er unter mehrfacher Änderung seiner Verlaufsrichtung das Perioticum und die Bulla tympanica durchzogen hat, die äußere Schädelfläche erreicht; das *Foramen jugulare* (*Foramen lacerum posterius*) zwischen Ohrkapsel und Os occipitale, durch das die Nn. IX–XI und die V. jugularis interna austreten; und schließlich das *Foramen n. hypoglossi* (manchmal multipel) im Os occipitale für den N. hypoglossus. Als weitere Öffnungen des Hirnschädels, die nicht an die Oberfläche führen, wären noch zu nennen: die zahlreichen Foramina in der Lamina cribrosa für die feinen Nervi olfactorii und der *Meatus acusticus internus*, durch den der N. VIII den Hirnschädel verläßt und in die Ohrkapsel eindringt und durch den auch der N. VII in das Perioticum eintritt.

Die Schädel der niederen Tetrapoden

Nachdem die Evolution des Säugerschädels etwas ausführlicher abgehandelt wurde, soll nunmehr ein Überblick über die Entwicklung der Schädelkonstruktion bei den anderen Tetrapoden gegeben werden. Anstatt der Reihe nach die Veränderungen und

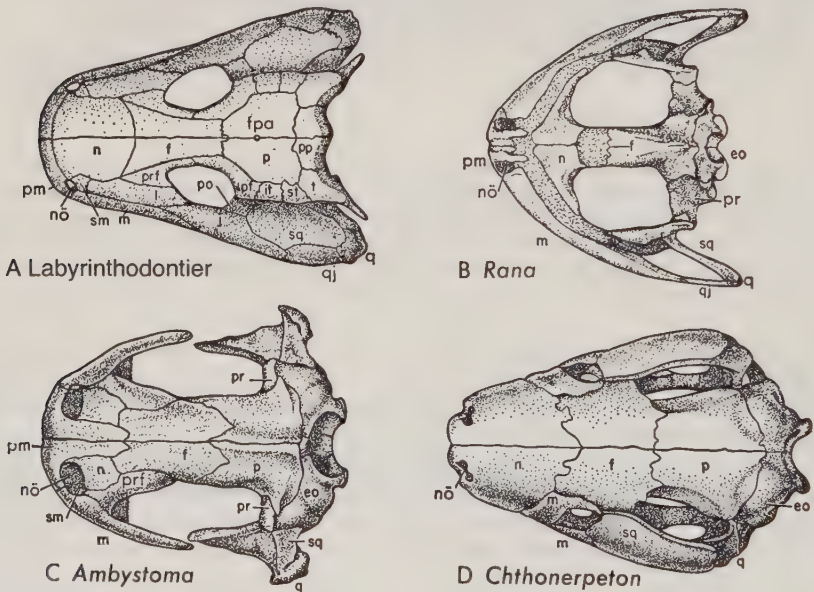


Abb. 185. Dorsalansicht einiger Amphibienschädel. A primitiver Labyrinthodontier; B Frosch; C Schwanzlurch (Querzahnmolch); D Blindwühle. Abk.: eo Exoccipitale; f Frontale (bei den Fröschen mit dem Parietale zum Frontoparietale verschmolzen); fpa Foramen parietale; it Intertemporale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; nō äußere Nasenöffnung; p Parietale; pf Postfrontale; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; pr Prooticum; prf Praefrontale; q Quadratum; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; sq Squamosum; st Supratemporale; t Tabulare. (A nach WATSON; D nach MARCUS)

besonderen Merkmale bei den einzelnen Gruppen zu besprechen, wollen wir, wie bei den Säugetieren, jeweils die stammesgeschichtliche Entwicklung der drei Hauptkomponenten des Schädels bei den unterhalb der Säugerstufe stehenden Tetrapoden verfolgen.

Dermales Schädeldach (Abb. 185–187). Am Schädeldach kommt es in der späteren Entwicklung der Tetrapoden nahezu ausschließlich zum Verlust und zur Rückbildung von Skeletelementen. Neue Elemente treten fast nie auf. Immer erfolgt mit der Zeit eine ausgedehnte oder geringere Reduktion. **Kein rezenter Tetrapode hat das Muster seiner frühen Vorfahren voll erhalten, und nur wenige Formen haben ein geschlossenes Schädeldach bewahrt.**

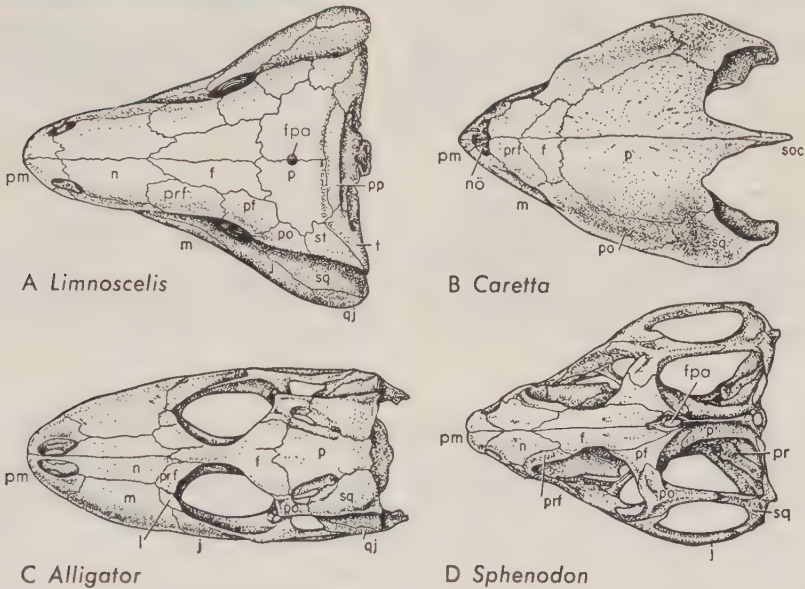


Abb. 186. Dorsalansicht einiger Reptilienschädel. A Stammreptil aus dem Paläozoikum; B Meeresschildkröte (unechte Karettschildkröte); C junger Alligator; D Brückenechse. Abk.: f Frontale; fpa Foramen parietale; j Jugale; l Lacrimale; m Maxillare; n Nasale; nō äußere Nasenöffnung; p Parietale; pf Postfrontale; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; pr Prooticum; prf Praefrontale; qj Quadratojugale; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; st Supratemporal; t Tabulare.

Obwohl eine Vielzahl paläozoischer und früher mesozoischer Amphibien das primitive Knochenmuster ohne nennenswerte Änderungen beibehält, zeigen die rezenten Amphibien sogar eine größere Rückbildung als viele Amnioten. In dem breiten, abgeplatteten Schädel von Frosch oder Salamander (Abb. 185 B) sind die altertümlichen Deckknochen des Schädeldaches auf ein schmales knöchernes Rahmenwerk reduziert, das nur der Randzone des ehemaligen soliden Schädeldaches entspricht. **Es bleiben nur fünf von den ursprünglich etwa 17 paarigen Deckknochen übrig – Praemaxillare, Maxillare, Squamosum, Nasale und die verschmolzenen Frontalia** (mit denen sich möglicherweise auch die beiden Parietalia vereinigt haben). Die Urodelen besitzen ein breiteres Schädeldach, doch geht die Reduktion der Knochenzahl ungefähr ebensoweit. Das gleiche gilt für die Gymnophionen (Abb. 185 D), bei denen jedoch die erhaltenen Elemente zu einem kompakten Grabinstrument verschmolzen sind.

Bei den Stammreptilien, den Cotylosauria, war der Verlust an ursprünglichen

Elementen des Schädeldaches gering (Abb. 186 A; 187 A). Lediglich die Rückbildung der Temporalreihe hat begonnen. Bei den späteren Reptilien treten zahlreiche und vielfältige Modifikationen im Knochenmuster des Schädeldaches auf (Abb. 186 B–D; 187 B–F). Es kommt zu einem Verlust von Elementen; Supratemporale, Tabulare und Postparietale sind bei den evoluierten Reptilien nicht sicher nachweisbar. Das Foramen parietale wurde, so scheint es, bei vielen Reptilien unmodern. *Sphenodon* und viele Eidechsen haben es behalten, bei Schildkröten, Schlangen und Krokodilen ist es verlorengegangen (und fehlt auch bei Vögeln und Säugetieren). Der Ohreinschnitt,

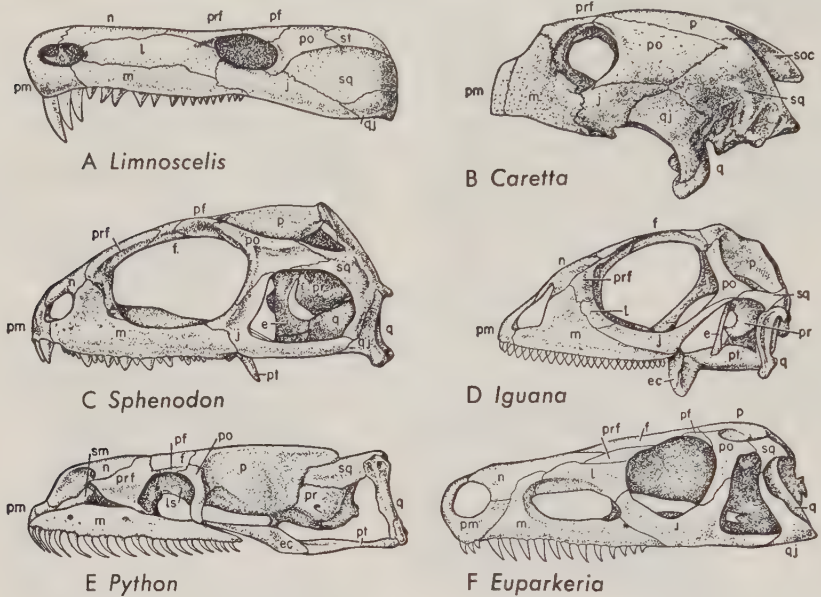


Abb. 187. Lateralansicht einiger Reptilienschädel. A Stammreptil aus dem Paläozoikum; B Meeresschildkröte (unechte Karettschildkröte); C Brückenechse; D Eidechse (Liguan); E Python; F primitiver Archosaurier aus der Ordnung der Thecodontia (der Reptiliengruppe, aus der Vögel, Dinosaurier und Crocodilier hervorgegangen sind). Abk.: e Epipterygoid; ec Ectopterygoid; f Frontale; j Jugale; l Lacrimale; ls Laterosphenoid; m Maxillare; n Nasale; p Parietale; pf Postfrontale; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pr Prooticum; prf Praefrontale; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; sm Septomaxillare; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; st Supratemporale. (F nach BROOM)

der bei den primitiven Reptilien verschwunden war, tritt bei vielen evoluierten Reptilien, u. a. bei Schildkröten, Eidechsen und primitiven Archosauriern, wieder auf und beherbergt den vorderen Umfang des Trommelfells.

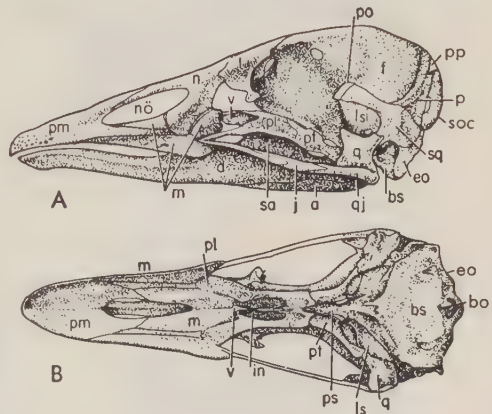
Die wichtigsten Umgestaltungen des Schädeldaches gehen mit der Ausbildung von Öffnungen im Schläfenbereich einher, den **temporalen Fenstern (Schläfenfenstern)**, die einen wertvollen Schlüssel für die Klassifikation der Reptilien und ihrer Verwandtschaft darstellen (Abb. 44, S. 78). Die Stammreptilien und die Chelonier behielten das primitive solide Schläfendach – **anapsider**¹⁹ Typus.

Bei den meisten Reptilien sind jedoch ein oder zwei Öffnungen jederseits in der

¹⁹ Die frühen Untersucher des Reptilschädels verkannten die Bedeutung der Schläfendurchbrüche für die Entfaltung des M. temporalis und benannten die verschiedenen Typen nach den Knochenspannen (apsis = Verknüpfung), welche die Öffnungen begrenzen.

Schläfenregion vorhanden, die der Kaumuskulatur ein freieres Spiel erlauben. Zwei Fenster haben sich bei vielen ausgestorbenen und rezenten Reptilien entwickelt, so bei der Brückenechse, *Sphenodon*, und dem ganzen Heer der Archosaurier mit den Krokodilen als rezenten Vertretern. Sie zeigen alle den *diapsiden* Typus. Eine Öffnung liegt hoch am Schläfendach, die andere unterhalb einer von Postorbitale und Squamosum gebildeten Knochenspange. Die Squamata stammen von diapsiden Vorfahren ab. Bei den Eidechsen ist der untere Jochbogen verlorengegangen. Bei den Schlangen fehlen beide, so daß der Kieferapparat ein hohes Maß an Beweglichkeit

Abb. 188. A Lateral- und B Ventralansicht des Schädels einer Ente (*Anas*). Abk.: a Angulare; bo Basioccipitale; bs Basisphenoid; d Dentale; eo Exoccipitale; f Frontale; in innere Nasenöffnung; j Jugale; l Lacrimale; ls Laterosphenoid; m Maxillare; n Nasale; nō äußere Nasenöffnung; p Parietale; pl Palatinum; pm Praemaxillare; po Postorbitale; pp Postparietale; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; sa Surangulare; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; v Vomer. (Nach HEILMANN)



erhält (Verschlingen großer Beutestücke). Manche ausgestorbenen Reptilien, wie Plesiosaurier und Ichthyosaurier, besitzen ein oberes Schläfenfenster (oberhalb von Postorbitale und Squamosum). Sie zeigen den *eurypsiden* Typus. Eine untere Öffnung ist, wie bereits erwähnt, bei den Säugetier-Vorfahren entstanden – *synapsider* Typus. Die Schildkröten (Abb. 186 B; 187 B) sind formal Anapsiden, denn ihnen fehlt ein echtes Schläfenfenster. Das Schädeldach ist jedoch hier gewissermaßen „weggefressen“, d. h. vom hinteren Rande her unterschiedlich weit eingekerbt, so daß ein der Fensterung vergleichbarer Zustand entsteht.

Die Vögel (Abb. 188 A) besitzen einen leicht gebauten Schädel, dessen Suturen im allgemeinen obliteriert sind, so daß die einzelnen Schädelknochen miteinander verschmelzen. Sie stammen von diapsiden Archosauriern ab, doch sind der obere Jochbogen und die hinter der Orbita gelegenen Knochenspannen in Verbindung mit der Vergrößerung des Gehirns (und damit auch des Neurocraniums) und der Orbita verschwunden.

Munddach (Abb. 189 B–D). Bei den evoluierten Amphibien bleiben mit Ausnahme des Ectopterygoids die ursprünglichen Elemente des dermalen Munddaches erhalten; das Quadratum kann jedoch unvollkommen verknöchern, und das Epipterygoid fehlt. Ferner geht die ursprüngliche Gelenkverbindung zwischen Hirnschädel und Pterygoid verloren, und beide sind unbeweglich verbunden. Bei den Fröschen ist der vordere Abschnitt des Neurocraniums schmal, der Interpterygoidspalt sehr groß. Bei den anderen beiden rezenten Amphibienordnungen hat sich der Boden des Hirnschädels, bedeckt vom Parasphenoid, stark verbreitert und abgeflacht, und die Spalte an jeder Seite sind infolgedessen relativ schmal. Bei den ältesten Tetrapoden waren die Kiefer lang, und das Quadrato-Articulargelenk lag demzufolge weit hinter einer durch das Hinterhaupt gelegten Transversalebene. Bei den rezenten Amphibien, besonders bei Urodelen und Gymnophionen, ist die Mundspalte verkürzt, und das Quadratum rückt auf die Höhe des Occiputs oder davor.

Bei den Reptilien (Abb. 190) halten sich die frühen Formen ziemlich eng an die primitiven Zustände. Squamata und *Sphenodon* besitzen mäßig entwickelte Interpterygoidspalte und behalten die ursprüngliche Beweglichkeit des Pterygoids gegen den Hirnschädel bei. In anderen Gruppen haben sich beide Bauteile in der Sphenoidregion vereinigt, und die Elemente des Munddaches bilden zunehmend eine solide Platte in ganzer Breite. Die Reduktion der Jochbogen bei den Squamata ermöglicht dem

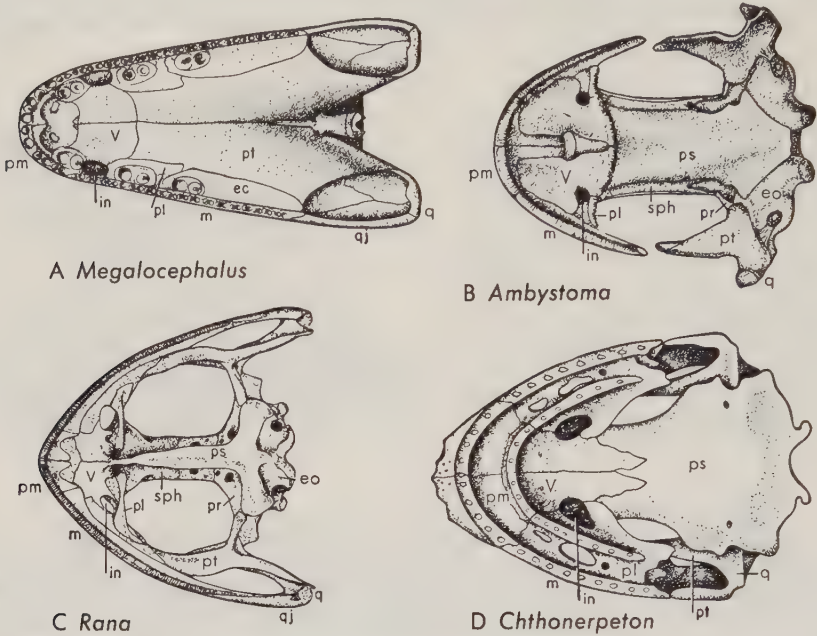


Abb. 189. Munddach der Amphibien. A Paläozoischer Labyrinthodontier; B Schwanzlurch (Querzahnmolch); C Frosch; D Blindwühle. Abk.: ec Ectopterygoid; eo Exoccipitale; in innere Nasenöffnung; m Maxillare; pl Palatinum; pm Praemaxillare; pr Prooticum; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; sph Sphenethmoid; sq Squamosum; v Vomer. (A nach WATSON; D nach MARCUS)

Quadratum, sich frei gegen den übrigen Schädel zu bewegen. Bei den Schlangen resultiert daraus, kombiniert mit der Beweglichkeit anderer Kieferelemente, die Fähigkeit zu einer außerordentlich weiten Öffnung der Kiefer und damit die Möglichkeit, die Beute als Ganzes zu verschlingen (Abb. 187 D, E). Bei einigen Schildkröten liegen die Choanen, die bei primitiven Formen (als primäre Choanen) weit vorn lokalisiert sind, in einer Art Tasche im Dach der Mundhöhle, unter der sich eine sekundäre Knochenplatte entwickelt hat. Wir sehen hier den Beginn der Bildung eines sekundären Gaumens, die der bei der Säugerevolution beobachteten Entwicklung parallel verläuft. Er entwickelt sich in einem viel höheren Grade bei Krokodilen und Alligatoren. Bei ihnen ist die sekundäre Knochenplatte so ausgedehnt, daß sich der Ductus nasopharyngeus weit in den rückwärtigen Schädelabschnitt erstreckt, bevor er sich in die Mundhöhle öffnet, eine Einrichtung, die diesen aquatilen Tieren zugute kommt, wenn sie mit einem Teil des Kopfes untergetaucht liegen und atmen. Bei Vögeln (Abb. 188 B) sind die Gaumenstrukturen leicht gebaut und beweglich. Es bestehen erhebliche Varianten, doch liegen bei den meisten Formen die Vomer als kleine Knochen median zwischen den beiden großen Choanen; Ectopterygoid und

Epipterygoid sind verlorengegangen. Das Palatinum zieht lateral jeder Choane in der Längsrichtung des Munddaches und steht an seinem hinteren Ende mit dem Hirnschädel in beweglicher Verbindung. Das Pterygoid bildet eine kurze Knochenspange zwischen Palatinum und dem freibeweglichen Quadratum, das gelenkig mit dem Neurocranium verbunden ist.

Neurocranium. Bei den rezenten Amphibien ist das Neurocranium breit und flach

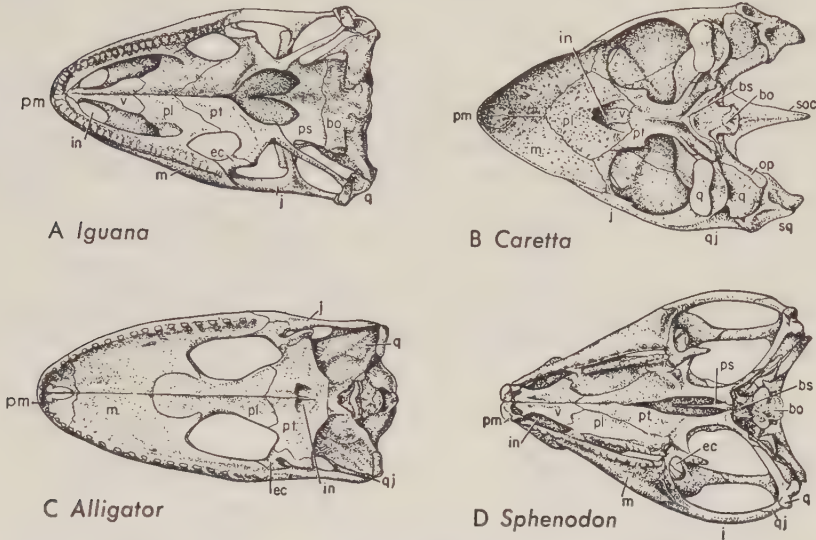


Abb. 190. Munddach der Reptilien. A Eidechse (Leguan); B Meeresschildkröte (unechte Karettschildkröte); C junger Alligator; D Brückenechse. Abk.: bo Basioccipitale; bs Basisphenoid; ec Ectopterygoid; in innere Nasenöffnung; j Jugale; m Maxillare; op Opisthoticum; pl Palatinum; pm Praemaxillare; ps Parasphenoid; pt Pterygoid; q Quadratum; qj Quadratojugale; soc Supraoccipitale; sq Squamosum; v Vomer.

geworden (*platybasischer* Schädel), bei Urodelen und Gymnophionen noch ausgeprägter als bei den Fröschen. An seiner äußeren Basis wird es von dem bei Urodelen und Gymnophionen recht breiten Parasphenoid bedeckt (Abb. 189). Mit der Rückbildung des Skelets, die wir ganz allgemein bei allen drei lebenden Ordnungen der Amphibien beobachten, hat sich der Hirnschädel großenteils in einen knorpeligen Zustand rückgewandelt. Es sind paarige Exoccipitalia vorhanden, oft ein Prooticum und vorn ein Sphenethmoid. Die anderen Verknöcherungen sind verschwunden. Der Condylus occipitalis, ursprünglich einfach, ist bei den rezenten Amphibien paarig und der Schädel augenscheinlich hinten verkürzt, so daß in der Occipitalregion der 12. Hirnnerv (der N. hypoglossus) im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Crossopterygiern und fossilen Amphibien nicht mehr „Hirnnerv“ ist.

Bei den Reptilien sind dagegen die primitiven Merkmale in mancherlei Hinsicht viel besser erhalten. Gewöhnlich ist das Neurocranium nicht abgeplattet. Die Ossifikation des Schädels ist vollständiger als bei den modernen Amphibien; mit einer Ausnahme ist jedes ursprüngliche Knochenelement noch vorhanden. Der Condylus bleibt bei allen typischen Reptilien einfach, und das Foramen n. hypoglossi ist erhalten. Ein Hauptunterschied gegenüber dem Schädel der primitiven Amphibien betrifft die Orbitalregion: wahrscheinlich liegen wegen der relativ geringen Schädelbreite die beiden Orbitae eng beieinander und werden nur durch ein weitgehend membranöses

Septum interorbitale getrennt (*tropibasischer* Schädel). Das alte knöcherne Sphenethmoid ist reduziert oder fehlt (und wird bei Schlangen und Krokodilen teilweise durch ein neues Element, das *Laterosphenoid*, ersetzt). Bei Vögeln (Abb. 188, S. 249) mit ihrem vergrößerten Gehirn ist der „aufgeblähte“ Hirnschädel vollständig verknöchert. Vergleichbar dem für die Säuger beschriebenen Prozeß ist hier von Frontale, Parietale und Squamosum aus eine Neubildung von Knochenplatten erfolgt, die das vergrößerte Gehirn bedecken. Zusätzlich ist jedoch ein *Laterosphenoid* ausgebildet.

Unterkiefer

Zum Abschluß dieses Kapitels wollen wir uns noch dem verhältnismäßig einfachen Ablauf der Evolution des Unterkiefers (Abb. 191; 192) zuwenden, obwohl er im strengen Sinn nicht ein Teil des Schädels ist (so wie wir diesen Terminus hier gebraucht haben). Er besteht bei den großen Vertebraten sowohl aus Elementen des

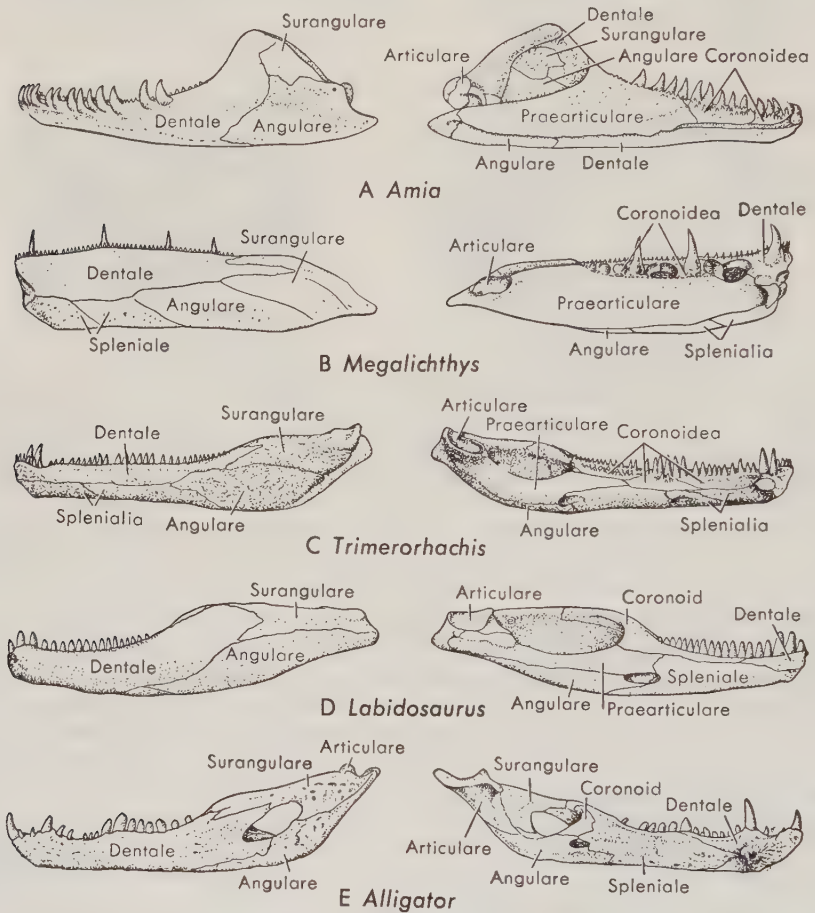


Abb. 191. Links: Außenfläche, rechts: Innenfläche des linken Unterkiefers A eines Actinopterygiers (Schlammfisch), B eines primitiven Crossopterygiers, C eines primitiven Labyrinthodontiers, D eines primitiven Reptils, E eines Alligators. Die Unterkiefer der evoluierten Teleostee, Amphibien und Reptilien, bei denen die Zahl der am Aufbau beteiligten Knochenelemente reduziert ist, sind von den in A, C bzw. D gezeigten Typen abgeleitet.

Exoskelets als auch des Endoskelets. Wahrscheinlich waren Deckknochen schon im Unterkiefer ancestraler kieferbesitzender Vertebraten vorhanden. Bei den rezenten Chondrichthyes fehlen sie jedoch, und der Unterkiefer der haiähnlichen Fische ist wie ihr Oberkiefer lediglich ein zahntragendes Knorpelstück, das von einem Kiemenbogen abstammt (Abb. 162 C, S. 220; 164, S. 222; 165, S. 223). Dieser **Mandibularknorpel**, nach seinem Entdecker auch **Meckelscher Knorpel** genannt, ist in dem embryonalen Unterkiefer der Knochenfische und aller Tetrapoden vorhanden (Abb. 162 E–H). Bei allen diesen Formen, ausgenommen die Säugetiere, persistiert ein kleiner Teil des Mandibulare (als Knorpel oder Knochen) im Unterkiefer. Sein vorderer Abschnitt kann beim adulten Tier verschwinden oder in den Deckknochen des Unterkieferskelets eingeschlossen sein. Selten (z. B. bei den Fischen) ossifiziert ein vorderes Teilstück (als Meckelscher Knochen). Der hintere Abschnitt wird zum (gewöhnlich knöchernen) **Articulare**, das am Hinterabschnitt des Unterkiefers gelegen ist und, wie der Name sagt, die Gelenkfläche trägt, die mit dem Quadratum artikuliert.

Abgesehen von den haiähnlichen Fischen besteht der Unterkiefer weitgehend aus Deckknochen. Frühe fossile Amphibien und Knochenfische besaßen einen recht

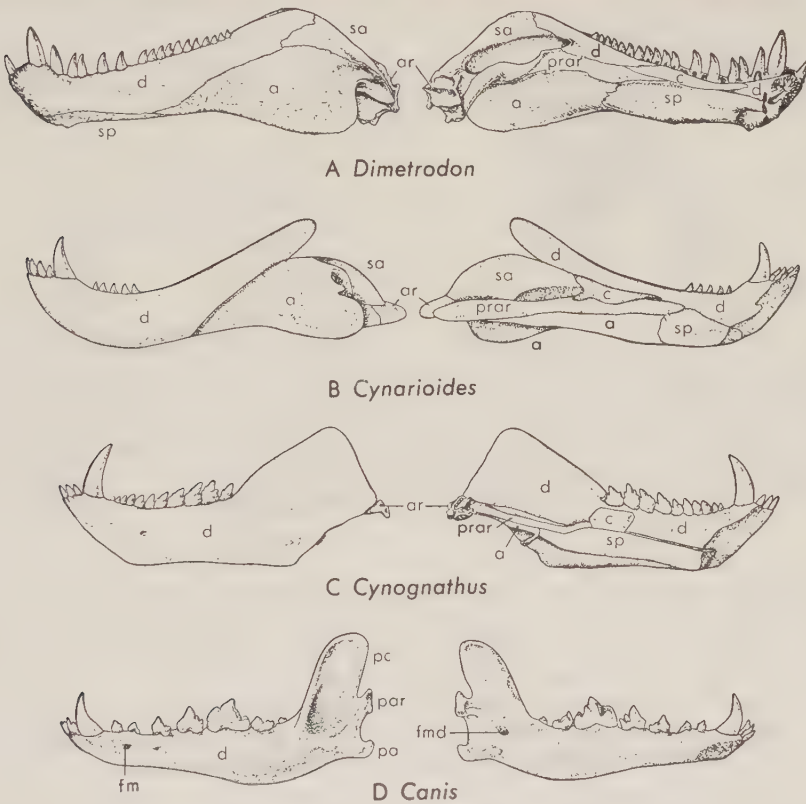


Abb. 192. Linker Unterkiefer säugerähnlicher Reptilien und eines Säugers. Reduktion der Deckknochen des Unterkiefers im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung zu den Mammalia. Links: Außenfläche, rechts: Innenfläche. A Primitives, säugerähnliches Reptil (Pelycosaurier); B primitiver Vertreter der Therapsiden; C progressiver Therapside; D typischer Säuger (Hund). Abk.: a Angulare; ar Articulare; c Coronoid; d Dentale; fm Foramen mentale; fmd Foramen mandibulae; pa Processus angularis; par Processus articularis; pc Processus coronoideus; prar Praearticular; sa Surangular; sp Splenia.

komplizierten Aufbau des Unterkiefers aus zahlreichen Deckknochen. Bei ihren Nachfahren hat sich das Muster auf verschiedene Weise vereinfacht. Von den außen aufgelagerten Deckknochen ist der wichtigste und größte das *Dentale*, das – wie im Oberkiefer Maxillare und Praemaxillare – die Randzahnreihe trägt und zum Teil oder ganz die Symphyse bildet, die beide Unterkiefer vereinigt. Unter und hinter dem Dentale liegt an der Außenseite des Kiefers bei manchen primitiven Fischen und frühen Tetrapoden eine ganze Anzahl Deckknochen: zwei *Splenialia*, ein *Angulare* und ein *Surangulare*. An der Oberfläche des Unterkiefers, vor dem kurzen *Articulare*, senkt sich eine Grube ein, in der die wichtigsten Schließmuskeln des Unterkiefers ansetzen und Blutgefäße und Nerven für den Unterkiefer eintreten. Unterhalb dieser Grube zieht auf der Innenseite ursprünglich ein langes *Praearticulare* nach vorn. Dem Dentale liegen auf der Innenseite des primitiven Unterkiefers drei schlanke *Coronoide* an, die oft Zähne tragen. Im unteren Abschnitt wird die Innenfläche des Kiefers vielfach durch Fortsätze der auf der Außenseite gelegenen Knochen überdeckt und eingescheidet.

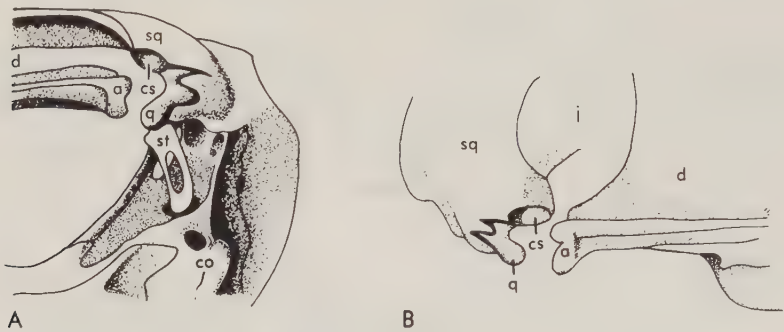


Abb. 193. Kiefergelenk eines evoluierten Therapsiden im Reptil-Säugetier-Übergangsfeld, des Cynodontiers *Probainognathus*, A von ventral, B von medial. Bei dieser Form sind sowohl das alte Quadrato-Articulargelenk der Reptilien als auch das Squamoso-Dentalgelenk der Mammalier funktionstüchtig. Das Articulare (künftiger Malleus), das Quadratum (künftiger Incus) und der Stapes bilden eine Knochenkette, die vom Trommelfell (nicht eingezeichnet, posteroventral vom sekundären Kiefergelenk gelegen) zur Ohrkapsel im Hirnschädel führt. Abk.: a Articulare; co Condylus occipitalis; cs Condylus des Squamosum, mit dem das Dentale artikuliert; d Dentale; j Jugale; q Quadratum; st Stapes. (Nach ROMER)

Von diesem primitiven Knochenmuster gibt es zahlreiche Varianten, zu viele, um sie alle auf begrenztem Raum zu beschreiben. Fast alle bringen eine Reduktion in der Zahl der vorhandenen Elemente mit sich. Das Dentale bleibt meist unverändert erhalten, und das Articulare ist als Element des Kiefergelenkes bei allen Gruppen – mit Ausnahme der Mammalia – vorhanden (obwohl es bei einigen Fischen und Amphibien mit rückgebildetem knöchernem Skelet nicht ossifiziert). Andererseits ist selten mehr als ein Spleniale ausgebildet. Die Zahl der Coronoide ist gewöhnlich reduziert; sie können völlig verlorengehen. Angulare, Surangulare und Praearticulare sind konstanter, aber auch sie können fehlen oder mit Nachbar-elementen verschmelzen. Einige Varianten im Aufbau des Unterkiefers bei Fischen und niederen Tetrapoden sind in Abb. 191 dargestellt.

In der Evolution der Mammalia (Abb. 192) finden wir bei fossilen Therapsiden eine ständige Größenzunahme des Dentale und eine entsprechende Verminderung der Größe und Stärke der anderen Elemente. Bei fortgeschrittenen Therapsiden hat das vergrößerte Dentale einen aufsteigenden *Processus coronoideus* entwickelt, an dem

sich ein großer Teil der Kiefermuskulatur anheftet, und reicht nach hinten bis nahe an die Stelle, an der das Articulare mit dem Quadratum gelenkt. Die restlichen Kieferelemente sind kleine und schwache Knochen, die an der Innenfläche des Dentale angeheftet sind. Mit der Umformung zum Mammalierstatus verschwinden sie am Unterkiefer, der nunmehr allein vom Dentale gebildet wird. Die alten Elemente sind jedoch nicht alle verloren gegangen. Wie wir später sehen werden, übernehmen Articulare und Quadratum eine neue, wenn auch bescheidene Rolle als kleine Gehörknöchelchen (*Malleus* und *Incus*, s. S. 467), und es erscheint wahrscheinlich, daß das Angulare als *Tympanicum* der *Bulla tympanica* (und damit dem Schädel) einverleibt wird.

Unter allen Wirbeltieren haben also allein die Säugetiere den ancestralen Typ des Kiefergelenkes aufgegeben und ein neues, ein sekundäres Kiefergelenk zwischen den Deckknochen Squamosum und Dentale gebildet. Die Übergangsstadien bei den fortgeschrittensten Therapsiden sind überraschenderweise gut belegt. Wir kennen mittlerweile zahlreiche Formen, bei denen sowohl das alte Kiefergelenk der Reptilien (Quadrato-Articulargelenk) als auch das „sekundäre Kiefergelenk“ der Säugetiere (Squamoso-Dentalgelenk) gleichzeitig ausgebildet und funktionstüchtig sind (Abb. 193). Die doppelte Gelenkverbindung erlaubt Kieferbewegungen, so lange beide Gelenke in (oder zumindest nahe) der gleichen queren Achse liegen – eine Tür kann auch beliebig viele Türangeln haben, sofern sie alle in einer Geraden angeordnet sind.

9 Muskelsystem

Das Muskelsystem sollte, zumindest quantitativ beurteilt, in einer Darstellung der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere einen breiten Raum einnehmen, denn die Muskulatur macht durchschnittlich ein Drittel bis die Hälfte der Körpermasse eines Wirbeltieres aus. Auch funktionell ist die Muskulatur von größter Bedeutung. Von der Lokomotion bis zur Blutzirkulation werden die wichtigsten Funktionen des Körpers durch Muskeltätigkeit bewirkt oder von ihr begleitet. Bewegung – des Rumpfes, der Glieder, der Kiefer oder eines Organs – ist das wesentlichste Ergebnis der Muskelkontraktion; doch ist umgekehrt Muskellarbeit auch im Ruhezustand für die Erhaltung einer bestimmten Körperstellung notwendig, und für die Erzeugung der Körperwärme ist sie von primärer Bedeutung. Schließlich hat auch die Aktivität des Nervensystems – selbst die höchste Tätigkeit des menschlichen Gehirns – wenig andere Ausdrucksmöglichkeiten als die Kontraktion von Muskelfasern und Muskelzellen.

Histologie des Muskelgewebes

Histologisch können drei Arten des Muskelgewebes unterschieden werden (Abb. 194): glatte, quergestreifte und Herzmuskulatur. Die *glatten Muskelzellen* sind die einfachsten und kleinsten Baueinheiten des Muskelgewebes. Sie gehen normalerweise aus dem embryonalen Mesenchym hervor. Die Hauptmasse der glatten Muskulatur treffen wir in der Wand des Verdauungstraktes und der Organe, die sich während der Embryonalentwicklung abgegliedert haben (Gallenblase, Trachea, Bronchien, Lunge, Harnblase). Sie tritt aber auch an anderen Orten auf, die keinerlei Beziehung zum Darm haben, so vor allem in der Wandung der Blutgefäße. Eine typische glatte Muskelzelle ist schlank, spindelförmig, durchschnittlich wenige Zehntel (vielfach nur Hundertstel) eines Millimeters lang. Der (einzige) Kern liegt zentral. Mit Spezialfärbungen lassen sich in dem scheinbar homogenen Plasma dünne, längsverlaufende Myofibrillen nachweisen. Wie der Name besagt, fehlt den Myofibrillen der glatten Muskelzellen die Querstreifung, die wir bei der Herzmuskulatur und den quergestreiften Muskelfasern beobachten. Glatte Muskelzellen können isoliert liegen, sind aber im allgemeinen in Zügen oder Bündeln angeordnet, die durch Bindegewebsstrukturen zusammengefaßt werden (s. z. B. Abb. 270, S. 339; 278, S. 346).

Die *Herzmuskulatur* stellt einen speziellen Typ des Muskelgewebes dar. Mit der Darmmuskulatur hat die Herzmuskulatur gemein, daß sie aus der Splanchnopleura hervorgeht. Aufgrund der funktionellen Erfordernisse, die an die dauernd tätige Herzmuskulatur gestellt werden, besitzen die Myofibrillen eine ähnliche Querstreifung wie in den quergestreiften Muskelfasern. Im Gegensatz zu dieser Form des Muskelgewebes besteht die Herzmuskulatur nicht aus einzelnen Fasern, sondern aus einem Netzwerk sich verzweigender und wieder vereinigender „Faserzüge“, in denen in bestimmten Abständen deutliche Querbänder, *Glanzstreifen* (Kittlinien), gelegen

sind. Die Glanzstreifen sind, wie elektronenoptische Untersuchungen ergeben haben, kompliziert gestaltete Zellgrenzen, wobei sich die Fortsätze der aneinander grenzenden Zellen innig verzahnen.

Quergestreifte Muskelfasern (Skelettmuskelfasern) bilden das sogenannte „Fleisch“ des Körpers, die Willkürmuskulatur, die zum größten Teil aus den Myotomen stammt. Die Fasern sind in den quergestreiften Muskeln vorwiegend parallel angeord-

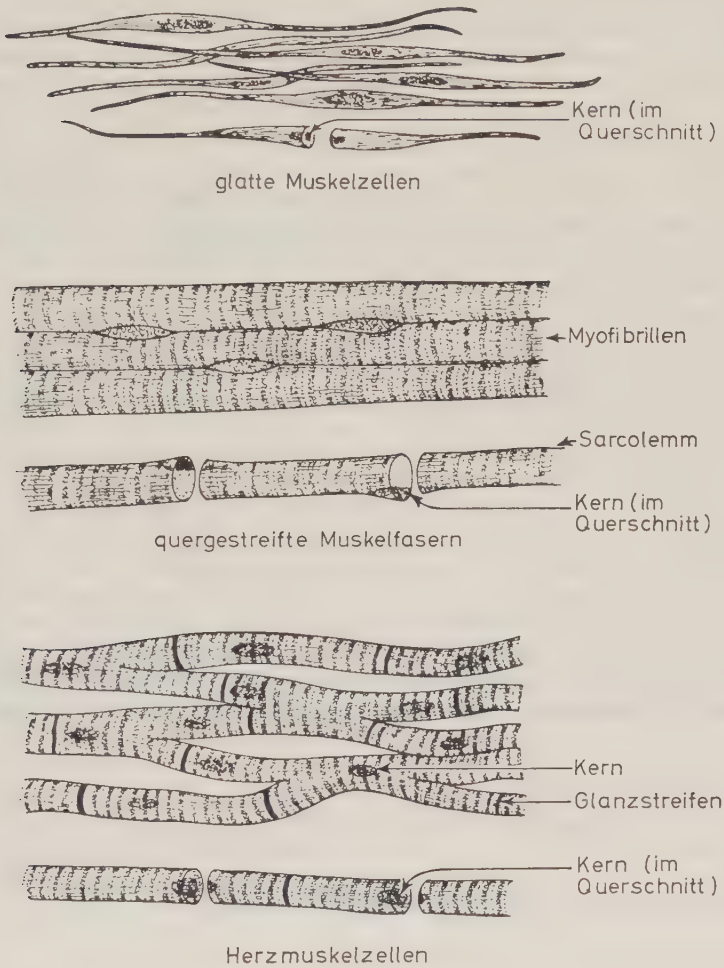


Abb. 194. Die drei Arten des Muskelgewebes. (Aus HUNTER und HUNTER)

net und haben eine Länge von etwa 1 mm bis zu mehreren cm und werden von zartem Bindegewebe, *Endomysium*, umhüllt (Abb. 195 A, S. 260). Kräftigere Bindegewebsstrukturen, *Perimysium*, fassen die Muskelfasern zu Bündeln steigender Ordnungsstufen zusammen. Eine oberflächlich gelegene Bindegewebshülle, *Epimysium*, bildet die Verschiebeschicht gegen die *Muskelfascie*. (Fleisch ist um so zäher, je mehr Bindegewebe es enthält. Der M. psoas major der Säugetiere ist dagegen ein Beispiel für einen Muskel mit wenig Bindegewebe, er liefert daher das zarte „Filet mignon“.)

Quergestreifte Muskelfasern besitzen hunderte (und tausende) von Kernen, die bei den meisten Vertebratengruppen im Inneren der Faser, bei den Säugetieren und bis zu einem gewissen Grade auch bei den Vögeln dagegen oberflächlich liegen. Die quergestreifte Muskelfaser wird von einer dünnen, verformbaren Membran umhüllt, dem *Sarcolemma*. Wie die glatten Muskelzellen enthalten die Fasern eine große Zahl dicht gepackter Längsfibrillen, *Myofibrillen*. Die Querstreifung beruht darauf, daß die Fibrillen aus hintereinandergelegenen hellen und dunklen Segmenten bestehen, wobei entsprechende Abschnitte in jeder Fibrille in gleicher Höhe liegen. Zwischen kontrahierten und erschlafften Fasern bestehen Unterschiede in der Querstreifung.

Die Aufzweigungen der Nervenfasern treten mit den Muskelfasern an den an der Faseroberfläche gelegenen *motorischen Endplatten* in Verbindung. Jede Nervenfaserteilung teilt sich innerhalb eines Muskels auf und entsendet zahlreiche Äste zu einer entsprechenden Anzahl Muskelfasern. Je weniger Muskelfasern von einem bestimmten Neuriten innerviert werden, desto präziser und differenzierter sind die Bewegungen des betreffenden Muskels (Augenmuskeln). Im Ruhezustand ist die Muskelfaseroberfläche elektrisch polarisiert. Auf einen Nervenimpuls hin wird an der Endigung der motorischen Nervenfasern in der Endplatte Acetylcholin freigesetzt, das depolarisierend wirkt und die Kontraktion auslöst.

Die Kraftwirkung eines Muskels beruht auf der Kontraktion seiner Fasern, und diese wird durch eine Faltung der die Fibrillen aufbauenden Molekülketten bewirkt. Die Kontraktion der glatten Muskulatur erfolgt relativ langsam, kann aber längere Zeit anhalten. Quergestreifte Muskeln können sich schnell und kraftvoll kontrahieren, ermüden aber leichter. Selten ist ein Muskel vollständig erschlafft. Sowohl glatte als auch quergestreifte Muskeln befinden sich gewöhnlich im Zustand einer beständigen leichten Anspannung, so daß die Organe ihre spezifische Form und ihre Nachbarschaftsbeziehungen erhalten und, soweit es die Skelettmuskulatur betrifft, eine bestimmte Körperhaltung oder Lage der Körperteile bewahrt wird. Wir bezeichnen diesen stetigen Kontraktionszustand der Muskulatur als *Muskeltonus*.

Ein Skelettmuskel kann sich als Ganzes schwach oder stark, kurz oder für eine beträchtliche Zeitdauer kontrahieren; das Ergebnis ist je nach der Zahl der durch die Nerven erregten Fasern und der unterschiedlichen Frequenz der Impulse verschieden. Die einzelne Faser arbeitet dagegen nach dem Alles-oder-Nichts-Gesetz. Jede Faser kontrahiert sich entweder so stark wie möglich oder gar nicht. Die rasche Kontraktion eines quergestreiften Muskels und die folgende, mehr allmähliche Erschlaffung dauern zusammen nur etwa eine Zehntelsekunde. Normalerweise wird die Muskelkontraktion nicht durch einen Einzelreiz, sondern durch ein andauerndes „Trommelfeuer“ von Nervenimpulsen hervorgerufen. Ein zweiter Impuls, der gegeben wird, bevor die Wirkung des ersten nachläßt, wird die Kontraktion vergrößern, ein dritter wird sie weiter ansteigen lassen, und eine fortgesetzte Impulsfolge kann die Muskelfasern in einen maximalen Kontraktionszustand bringen (*Tetanus*).

Einteilung der Muskulatur

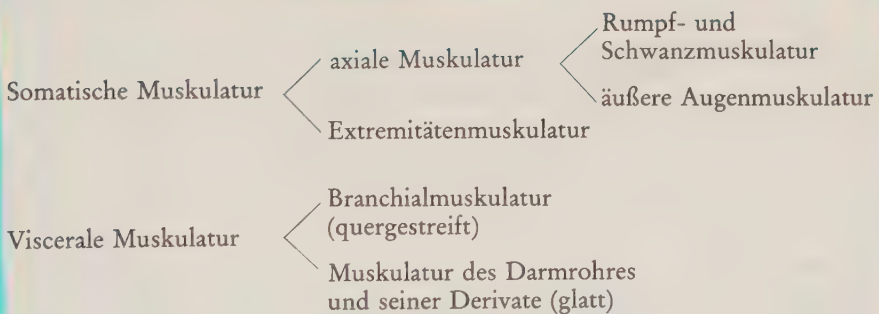
Wie kann man die verschiedenen Muskelsysteme des Körpers sinnvoll einteilen? Naheliegender wäre eine Gruppierung aufgrund ihrer histologischen Struktur mit quergestreifter, glatter und Herzmuskulatur als drei Hauptabteilungen. Dies scheint auf den ersten Blick vernünftig; denn zusätzlich zu den Strukturunterschieden finden wir, daß quergestreifte Muskeln im allgemeinen der Kontrolle des Willens unterworfen sind, während glatte Muskulatur und Herzmuskulatur vom autonomen Nervensystem versorgt werden (wobei die Herzmuskulatur noch ein eigenes Erregungszentrum im Herzen selbst besitzt). Die quergestreifte Muskulatur ist vornehmlich in der Leibeswand und den Extremitäten (also im äußeren Körperrohr) lokalisiert, die glatte

Muskulatur steht zum Darmrohr in Beziehung; die quergestreifte Muskulatur stammt groenteils von den Somiten ab, whrend die glatte Muskulatur unmittelbar aus dem Mesenchym hervorgeht.

Eine wichtige Muskelgruppe weicht jedoch in mancherlei Hinsicht ab und lt dieses so einfach und einleuchtend erscheinende Gliederungsprinzip scheitern. Dies ist die *Branchialmuskulatur*, die Muskulatur der Kiemenbogen (einschlielich der Kiefermuskeln), die in Kopf- und „Hals“-region aller Vertebraten auftritt. Diese Muskeln sind quergestreift und unterliegen der Kontrolle des Willens. Doch stammen sie nicht von den Myotomen ab. Sie gehen vielmehr aus dem Mesenchym der Splanchnopleura hervor wie die glatte Muskulatur des Darmrohres, in die sie sich fortsetzen (Abb. 199, S. 264). Ihre Innervation erfolgt (wie wir in Kapitel 16 sehen werden) durch die Branchialnerven und nicht durch spinale Nerven.

Aus alledem mssen wir schlieen, da bereits primitive Wirbeltiere zwei genetisch verschiedene Formen von Muskulatur besaen (sehen wir von dem speziellen Muskeltyp der Herzmuskulatur einmal ab). Die erste Gruppe bezeichnen wir als *somatische Muskulatur*. Sie bildet die stets quergestreifte Muskulatur des ueren Krperrohres, entsteht in typischer Weise aus den Myotomen, wird durch somatomotorische Nervenfasern innerviert (s. S. 480) und dient der Einpassung des Organismus in seine Umwelt. Zu dieser Gruppe gehren die typischen Rumpf-, Schwanz- und Extremittenmuskeln (und wohl auch die ueren Augenmuskeln). Die zweite Gruppe ist die *viscerale Muskulatur*, die vornehmlich mit dem Darmrohr in Verbindung steht, nicht aus den Myotomen, sondern aus dem Mesenchym (der Splanchnopleura) stammt, durch visceromotorische Nerven versorgt wird und hauptschlich der Verdauung und anderen Funktionen der inneren konomie des Krpers dient. In dieser zweiten Gruppe hat die Muskulatur in Mittel- und Enddarm (sowie in der Trachea, den Bronchien und der Lunge) eine einfache Struktur aus glatten Muskelzellen behalten; im Bereich des Kopfdarmes (Mundhhle + Kiemendarm), eines bestimmten Abschnittes des Vorderdarmes und des Kehlkopfes haben die komplizierten Funktionen der Nahrungsaufnahme und der Atmung notwendigerweise zur Entwicklung der krftiger und prziser arbeitenden quergestreiften Muskulatur gefhrt.

Eine sinnvolle Einteilung der Muskulatur lt sich somit nicht aufgrund der histologischen Differenzierung, sondern allein nach genetischen und topographischen Gesichtspunkten treffen. Am natrlichsten erscheint folgende Gruppierung:



Wie wir spter sehen werden, bilden die ueren Augenmuskeln eine zumindest besondere Gruppe der axialen Muskulatur. Die Extremittenmuskulatur lt sich zwar phylogenetisch (bei niederen Vertebraten auch in der Ontogenese) vom axialen Muskelsystem ableiten, hat jedoch eine solche Spezialaufgabe bernommen, da sie eine getrennte Darstellung verdient.

Die glatte Muskulatur ist im allgemeinen Bestandteil der verschiedenen Organe und braucht hier nicht besonders betrachtet zu werden, so daß wir in diesem Kapitel nur die somatische und die branchiale Muskulatur besprechen wollen.

Terminologie der Muskulatur

In der menschlichen Anatomie haben die Muskeln ebenso wie andere Organsysteme, soweit wie möglich, Namen erhalten. Wir sind jedoch in vielen Fällen im Zweifel, inwieweit die Muskeln des Menschen mit denen niederer Vertebraten homologisiert werden können. In solchen Zweifelsfällen liegt mehr Sicherheit darin, den Muskeln Namen zu geben, die einfach ihre allgemeine Lage oder ihre Anheftung beschreiben. So kann z. B. ein Muskel, der bei den Reptilien vom Ilium zum Femur verläuft, dem *M. gluteus*, der bei den Säugern in einer ähnlichen Position liegt, oder einem Teil dieses Muskels homolog sein. Da jedoch darüber Zweifel bestehen, so läßt sich eine Fehlbeurteilung auf jeden Fall vermeiden, wenn wir den Reptilienmuskel einfach als *M. iliofemoralis* bezeichnen.

Es gibt verschiedene, häufig gebrauchte Bezeichnungen, um Muskeln – besonders Extremitätenmuskeln – aufgrund ihrer Funktion zu benennen. Ein *Extensor* streckt den Rumpf oder die Gliedmaßen, ein *Flexor* beugt sie. Ein *Abductor* zieht vom

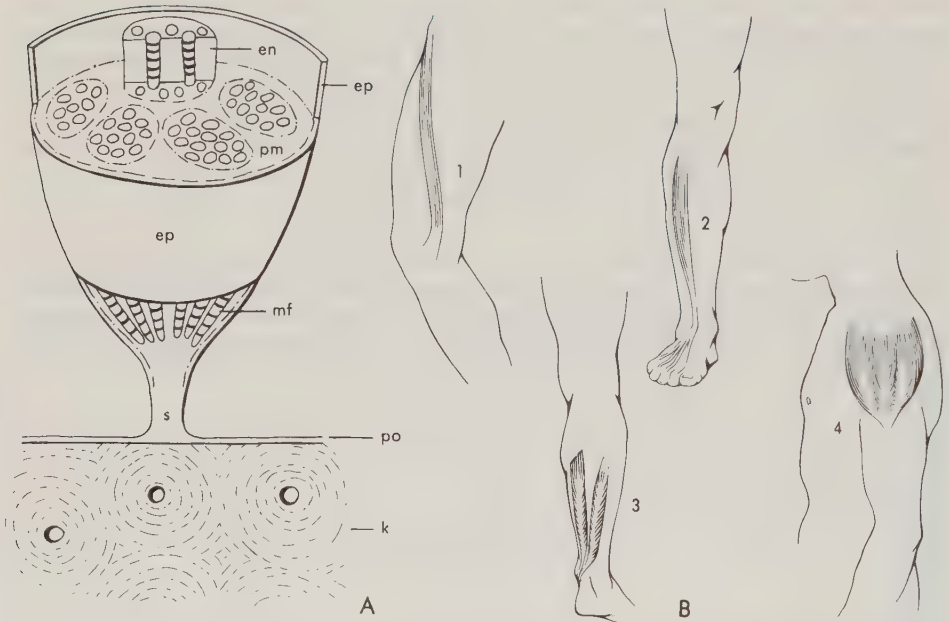


Abb. 195. A Schematischer Schnitt durch einen Muskel nahe dem Übergang in die Sehne. Das zarte bindegewebige Fachwerk bildet eine Einheit, auch wenn seine einzelnen Anteile aus Gründen der Übersichtlichkeit z. T. abgegrenzt dargestellt sind und auf Grund ihrer Lage unterschiedliche Bezeichnungen führen. Der Bindegewebsbereich ist überproportioniert groß gezeichnet, an sich nehmen die Muskelfasern einen wesentlich größeren Raum ein. Abk.: en Endomysium; ep Epimysium; mf Muskelfaser; pm Perimysium; po Periost; s Sehne.

B Schematische Darstellung verschiedener Muskelformen beim Menschen. (1) Parallelfasriger Muskel, *M. sartorius*; (2) einfach gefiederter Muskel, *M. extensor digitorum longus*; (3) doppelt gefiederte Muskeln, *Mm. flexor digitorum longus* und *flexor hallucis longus*; (4) komplex gefiederter Muskel, *M. deltoideus*. (Nach YOUNG)

Körper weg, ein *Adductor* zum Körper hin. Ein *Levator* hebt, ein *Depressor* senkt. Ein *Rotator* dreht (einen Extremitätenteil) ein- oder auswärts. Ein *Pronator* bringt Unterarm und Hand bzw. Fuß in eine Pronationsstellung (Handfläche bzw. Fußsohle sehen nach unten), ein *Supinator* in Supinationsstellung (Handfläche bzw. Fußsohle blicken nach oben). *Protractoren* ziehen die bewegten Teile nach vorn oder außen, *Retractoren* entsprechend zurück. *Constrictoren* und *Sphincteren* umranden die Öffnungen von Hohlorganen (wie Kiemenspalte, Kloake) und suchen sie durch ihre Kontraktion zu verengen bzw. zu schließen, *Dilatatoren* wirken entgegengesetzt.

Die Muskeln heften sich gewöhnlich mit beiden Enden an Skeletelementen an, doch können sie auch an der äußeren Haut, an Bändern usw. ansetzen. Die proximale oder mehr kopfwärts gelegene Anheftungsstelle wird als Ursprung, *Origo*, das entgegengesetzte Ende als Ansatz, *Insertio*, bezeichnet. Der Muskelursprung kennzeichnet keinesfalls ein *Punctum fixum*, er ist rein konventionell festgelegt. Der fleischige Anteil des Muskels heißt Muskelbauch. Muskeln mit zwei hintereinander gelegenen Bäuchen, die durch eine Zwischensehne verbunden werden, bezeichnet man als zweibäuchige Muskeln, M. digastricus. Einen Muskel mit mehreren Köpfen nennen wir zwei-, dreiköpfig usw. Muskelfasern und Muskelfaserbündel sind in ein zartes bindegewebiges Fachwerk eingeschlossen (Endo-, Peri- und Epimysium, Abb. 195 A), dessen oberflächliche Schicht mit der etwas derberen Bindegewebshülle des Muskels, *Fascie*, in Verbindung steht. Ursprung und Ansatz eines Muskels erfolgen über eine *Sehne, Tendo*. Ist die Sehne so kurz, daß sie makroskopisch nicht oder kaum erkennbar ist, so sprechen wir von einem „fleischigen“ Ursprung bzw. Ansatz des Muskels. Eine breite, platte Sehne bezeichnen wir als *Aponeurose*. Bilden die Muskelfasern mit den Sehnenfasern einen deutlichen Winkel, so spricht man von einem *gefiederten Muskel* (Abb. 195 B).

Muskelhomologien

Eine vergleichende Untersuchung der Muskulatur ist wegen der Variabilität der Muskeln und der anscheinenden Leichtigkeit, mit der sie (in der Phylogenese) ihre Beziehungen und Funktionen ändern konnten, schwierig. Ein Muskel, der bei einem Tier eine Einheit darstellt, kann bei einem anderen in zwei oder mehr getrennte Muskelindividuen aufgespalten sein, und umgekehrt können sich ursprünglich getrennte Muskeln sekundär vereinigt haben. Die Zugehörigkeit eines Muskels zu einer im Bauplan der Skelettmuskulatur abgrenzbaren und bestimmbaren Gruppe stellt eine Hilfe für seine Identifizierung dar. Veränderungen von Ursprung oder Ansatz können das allgemeine Muster jedoch schwer überschaubar machen.

Die ontogenetische Abkunft eines Muskels ist auch hier ein wichtiges Homologiekriterium. In vielen Fällen können zumindest Gruppen von im adulten Zustand separaten Muskeln beim Embryo auf größere Muskelkomplexe oder einheitliche Blasteme (s. Abb. 204 B, S. 271) zurückgeführt werden, und die Art und Weise, in der eine solche Muskelmatrix aufgegliedert wird, gibt wertvolle Aufschlüsse für die Homologie.

Die motorische Innervation der Muskeln liefert uns entscheidende Anhaltspunkte. Von vielen Autoren wurde lange Zeit angenommen, daß eine unveränderliche phylogenetische Beziehung zwischen einem bestimmten Nerv und einem bestimmten Muskel bestehe (Hypothese von FÜRBRINGER). Entwicklungsgeschichtlich gibt es zwar keine Hinweise für irgendeinen geheimnisvollen Zusammenhang zwischen spezifischen Nervenfasern und spezifischen Muskelfasern, die einen bestimmten Muskel bilden. In einigen wenigen Fällen scheint es sogar gewiß, daß die Innervation eines Muskels bei verschiedenen Tieren eindeutig verschieden ist. Dennoch zeigt die tägliche Erfahrung, daß die Nervenversorgung einer bestimmten Muskelmasse kon-

stant bleibt und die Innervation somit einen wichtigen Schlüssel für die Feststellung der Identität der Muskeln darstellt.

Muskelfunktion

Die Wirkung der Muskeln hat natürlich schon immer bei den Anatomen großes Interesse gefunden. Viele Untersucher haben versucht, die Funktion der Muskeln aus anatomischen Präparaten zu erschließen – ein in der Mehrzahl der Fälle höchst unzulängliches Verfahren. Häufig waren hierzu vereinfachende Annahmen erforderlich, z. B. das Fehlen anderer Muskeln oder die absolute Unbeweglichkeit eines als Anheftungsstelle dienenden Sketelelements. Derartige Annahmen liegen auch dem vertrauten Schema der Muskelwirkung auf das Ellenbogengelenk zugrunde (Abb. 196). Der *M. biceps brachii* wird hier als Beuger des Unterarms dargestellt, der *M. triceps brachii* als Strecker. Selbst in diesem vereinfachten System hängt die Beugung nicht allein von der Kontraktion des *M. biceps* ab, der *M. triceps* muß sich gleichzeitig in entsprechender Weise entspannen. Außerdem muß man fragen, weshalb sich die Verkürzung eines der beiden genannten Muskeln gerade auf das Ellenbogengelenk

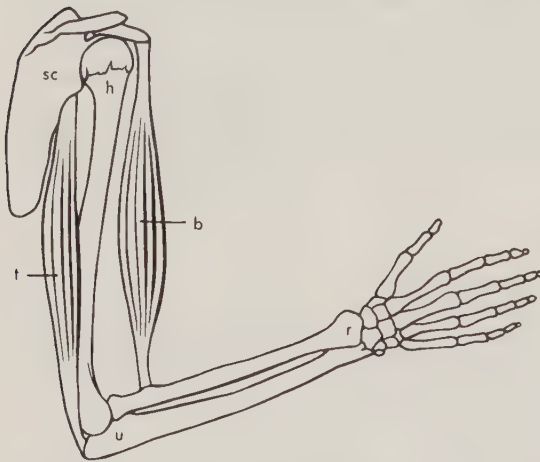


Abb. 196. Schematische Darstellung von zwei auf das Ellenbogengelenk wirkenden Muskeln. Der lange Kopf des *M. biceps brachii* (b) beugt im Ellenbogengelenk, während der lange Kopf des *M. triceps brachii* (t) streckt. Abk.: h Humerus; r Radius; sc Scapula; u Ulna.

auswirken soll. Beide Muskelköpfe entspringen an der Scapula, so daß beide Muskelteile auch über das Schultergelenk hinwegziehen. Weshalb sollen sie nicht den Humerus bewegen oder die Scapula drehen? Wie wirken alle die anderen Muskeln, die bei einer solch vereinfachten Betrachtung üblicherweise unberücksichtigt bleiben?

Versucht man die Muskelfunktionen mit Hilfe der Hebelgesetze zu interpretieren, so sind ebenfalls drastische (und unbiologische) Vereinfachungen erforderlich. Der *M. biceps brachii* wirkt auf das Ellenbogengelenk als einarmiger Hebel, da der Angriffspunkt der Kraft zwischen Last und Drehpunkt liegt (Abb. 196). Hebt man z. B. ein Buch auf, so wirkt – vereinfacht ausgedrückt – die Last im Bereich der Hand, der Drehpunkt liegt im Ellenbogengelenk. Macht man einen Klimmzug, so kehren sich die Verhältnisse in gewisser Weise um. Der Drehpunkt bleibt zwar gleich, Last- und Kraftarm liegen jedoch jetzt proximal vom Ellenbogengelenk. Der *M. triceps brachii* ist, bezogen auf das gleiche Gelenk, als zweiarmiger Hebel anzusehen. Die Anwendung physikalischer Grundprinzipien läßt somit für den vereinfachten Fall eine schematische Analyse der Muskelfunktionen zu, erfaßt jedoch nicht die komplexen physiologischen Gegebenheiten.

Um das Muskelspiel erkennen und beschreiben zu können, ist mehr erforderlich als eine oberflächliche Betrachtung. Eine wichtige Voraussetzung bilden Verhaltensstudien, die zeigen, was das Tier wirklich tut. Die sorgfältige anatomische Präparation läßt dann die Muskeln sichtbar werden, die bei der beobachteten Bewegung oder Bewegungsfolge möglicherweise beteiligt sind. Aber erst physiologische Untersuchungsverfahren, z. B. die Elektromyographie, können exakte Hinweise liefern, welche Muskeln bei einer bestimmten Bewegung tatsächlich ihren Kontraktionszustand ändern. Natürlich werden sich die Erkenntnisse aus diesen drei Untersuchungsschritten möglicherweise überlappen, fast zwangsläufig sind dabei auch gewisse Schwierigkeiten zu überwinden, die hier nicht angesprochen werden sollen. Eine Reihe geeigneter Techniken wird derzeit entwickelt und bereits angewandt, so daß die funktionelle Analyse des Muskelsystems zu einem wichtigen Teilbereich der Anatomie geworden ist.

Axiale Muskulatur

Rumpfmuskulatur der Fische

Den Hauptteil der somatischen Muskulatur der Fische bildet die axiale Muskulatur, die größtenteils segmental längs der beiden Körperseiten angeordnet ist (Abb. 197; 198 A, B). Sie stellt das Hauptlokomotionsorgan eines Fisches dar. Durch rhythmische, alternierende Kontraktionen der Muskeln beider Seiten führt der Fischkörper schlängelnde Bewegungen aus, die ihn vorwärts treiben (s. Abb. 134, S. 193).

Die axiale Muskulatur geht bei den Fischen unmittelbar aus den Myotomen hervor, wie wir z. B. an einem Haiembryo erkennen können (Abb. 199). Die segmentale

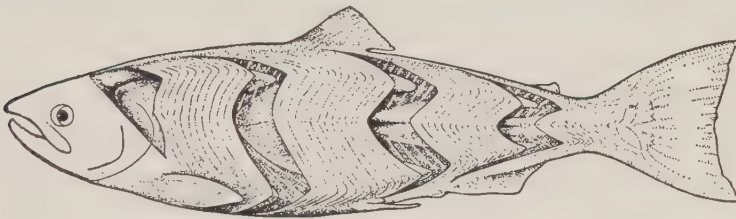


Abb. 197. Axiale Muskulatur eines Lachses. An vier Stellen wurde eine Reihe Myomere entfernt, um die komplizierte Faltung der Muskelsegmente darzustellen. In der Tiefe der Leibeswand zieht jedes der W-förmigen Myomere weiter nach vorn bzw. weiter nach hinten, als dies an der Oberfläche zu erkennen ist. Das horizontale Myoseptum verläuft durch die nach vorn gerichtete Spitze des W. (Nach GREENE)

Anordnung bleibt beim adulten Tier größtenteils erhalten. Der überwiegende Teil der Rumpfmuskulatur ist in Myomeren angeordnet, deren Zahl der Wirbelzahl entspricht. Die Muskelfasern sind in jedem Segment von vorn nach hinten gerichtet. Nur wenige tief gelegene Fasern heften sich direkt an Skeletteilen an. Die überwiegende Mehrheit setzt an kräftigen bindegewebigen Scheidewänden an, den Myocommata (Abb. 128, S. 187). Sie liegen zwischen den einander folgenden Myomeren und sind medial an der Wirbelsäule befestigt. In den Myocommata liegen die Rippen (und auch die knöchernen Fleischgräten der Teleostei). Beim Embryo beginnen die Myomere als einfache, senkrechte Bänder, doch sind sie im adulten Stadium (oberhalb der Cyclostomen-Stufe) zickzackförmig gefaltet, so daß jedes Myocomma an mehreren Wirbeln fixiert ist und damit die Wirkungsmöglichkeit der Muskulatur vergrößert wird. Bei Bran-

chiostoma hat jede Falte die Form eines liegenden V, dessen Spitze an jeder Körperseite nach vorn gerichtet ist. Bei den Cyclostomen stehen die Myocommata ziemlich senkrecht. Bei den meisten Fischen sind die Myomere komplizierter gebaut, bilden die Figur eines liegenden W, dessen Oberrand kopfwärts sieht. In der Tiefe kann sich jedes Myomer eine gewisse Strecke parallel zur Körperachse ausdehnen, so daß es die Nachbarn überdeckt bzw. unterlagert (Abb. 197).

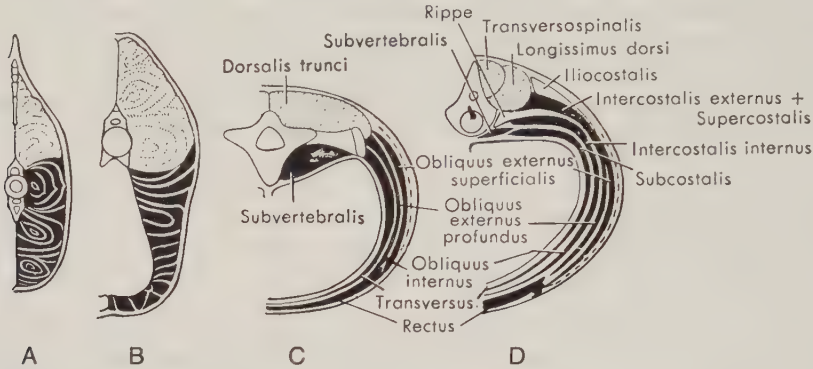


Abb. 198. Schnitt durch die Rumpfmuskulatur A eines Haies im Schwanzbereich, B eines Haies im Rumpfbereich, C eines Schwanzlurchs, D einer Eidechse. Epaxonische Muskulatur: punktiert; hypaxonische Muskulatur: schwarz. In D ist eine dorsale Rippe eingezeichnet; die unmittelbar angrenzenden Teile der hypaxonischen Muskulatur sind mit den Namen der verschiedenen Schichten der Zwischenrippenmuskulatur bezeichnet, ventral sind die Termini für die entsprechenden Bauchmuskeln angegeben. Üblicherweise wird den Muskelnamen ein M. (= Musculus) vorangestellt, das in diesem Kapitel der Kürze halber oft ausgelassen wurde. (Hauptsächlich nach NISHI)

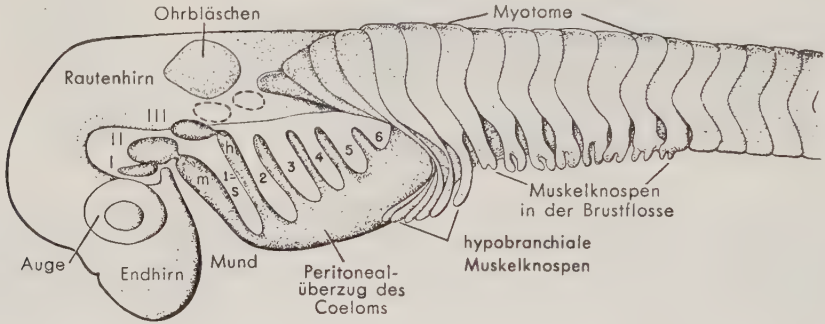


Abb. 199. Hai-Embryo, Entwicklung der somatischen Muskulatur. Haut und Darmrohr entfernt; Hirn, Auge und Ohrbläschen zur besseren Orientierung angegeben. Im Rumpfbereich haben sich die Myotome zu den Myomeren differenziert. In die Anlage der Brustflossen wachsen jederseits aus den benachbarten Myotomen Fortsätze, Muskelknospen, ein, aus denen die Flossenmuskeln hervorgehen. Kopfwärts davon sprossen Muskelknospen der vorderen Myotome nach ventral aus und bilden hypobranchiale Muskeln. In der Ohrregion sind die Myotome (unterbrochene Linie) rückgebildet oder fehlen völlig, doch werden die weiter vorn gelegenen Blasteme der Augenmuskeln als drei präotische Myotome (I–III) gedeutet. Die viscerale Muskulatur geht aus der Splanchnopleura hervor. Im Bereich des Kiemendarms bedingt die Ausbildung des Spiraculum (s) und der typischen Kiemenspalten (2–6) eine Aufteilung der Muskelblasteme in segmental angeordnete Teilstücke, entsprechend der Ausbildung der Kiemebogen. Diese branchiomere Gliederung der Kiemebogenmuskulatur steht in keinerlei Zusammenhang mit der segmentalen Gliederung der Somiten. Abk.: m Mandibularbogen; h Hyoidbogen. (Zum Teil nach BRAUS)

Bei kieferbesitzenden Fischen entwickelt sich ein *horizontales Myoseptum* aus Bindegewebe, das ventral der nach vorn gerichteten Spitze des W von vorn nach hinten verläuft. An den Schnittpunkten dieses Septums mit den aufeinanderfolgenden Myocommata entstehen die dorsalen Rippen (Abb. 2 D, S. 8; 128, S. 187). Die axiale Muskulatur der Gnathostomata kann in zwei Hauptgruppen unterteilt werden: in die *epaxonische Muskulatur*, die oberhalb des Septums und oberhalb (oder außerhalb) der dorsalen Rippen liegt, und in die *hypaxonische Muskulatur* unterhalb des Septums (Abb. 198). Abgesehen von der Hauptmasse der axialen Muskulatur der Fische können kleinere Muskeln in Verbindung mit den unpaaren (medianen) Flossen entstehen. Ferner können regionale Spezialisierungen, die bei Landwirbeltieren besonders stark entwickelt sind, im Schwanz und vor allem in der Schulter- und in der Kiemenregion auftreten. Auch bei den Tetrapoden „alternieren“ die Myomere mit den Wirbeln (s. S. 179). Nachfolgend wollen wir zunächst die Ausbildung der wichtigsten Gruppen der Rumpfmuskulatur – der epaxonischen und der hypaxonischen Muskeln – von den Fischen aufwärts zu den Tetrapoden verfolgen und dann die stammesgeschichtliche Entwicklung der stärker spezialisierten Muskulatur im Schulter-Kopf- und im caudalen Körperbereich betrachten.

Epaxonische Rumpfmuskulatur

Die dorsale Muskulatur hat sich im Laufe der Phylogenese relativ wenig weiterentwickelt. Bei Fischen (Abb. 197; 198 A, B) bildet sie im allgemeinen eine massive Säule segmentierter Muskulatur, die wenig Zeichen einer Unterteilung zeigt und insgesamt als dorsale Rumpfmuskulatur (*M. dorsalis trunci*) bezeichnet werden kann. Bei den Tetrapoden, bei denen (mit Ausnahme der Urodelen) Schlingelbewegungen des Körpers für die Fortbewegung von geringer Bedeutung sind, ist sie meist in ihrer Ausdehnung reduziert und auf eine dorsale Rinne zwischen den Processus spinosi und den Querfortsätzen der Wirbel begrenzt. Während bei den Urodelen der *M. dorsalis trunci* noch eine Einheit bildet (Abb. 198 C), kommt es bei den Amnioten zunehmend zu einer Unterteilung in mehrere, zum Teil noch segmental gegliederte Längsstränge, wie sie in Abb. 198 D zu sehen sind. Bei Schildkröten sind zusammen mit der Entwicklung des Rückenpanzers diese dorsalen Rumpfmuskeln (und auch die ventralen) stark reduziert. Bei den Vögeln sind sie ebenfalls rückgebildet. Bei den Schlangen, bei denen die axiale Muskulatur wieder die Aufgabe der Lokomotion übernommen hat, sind die dorsalen Rumpfmuskeln hoch entwickelt.

Hypaxonische Rumpfmuskeln

Bei den Fischen bildet die hypaxonische Muskulatur des Stammes im wesentlichen eine Einheit, die sich von dem horizontalen Septum jeder Seite rund um die ventrale Körperwand erstreckt (Abb. 198 B). Oft ist eine Gliederung in laterale und ventrale Muskelzüge angedeutet. Bei den Landwirbeltieren ist die hypaxonische Muskulatur erheblich reduziert und größtenteils in dünne Muskellagen an Lateral- und Ventralseite des Körpers gegliedert (Abb. 198 C, D; 200; 201). Wir können drei Hauptabschnitte unterscheiden:

- (1) subvertebrale Muskeln, dorsomedial;
- (2) eine ventrolaterale Reihe von Muskelschichten längs der Körperseiten: die schrägen Rumpfmuskeln;
- (3) eine ventrale Rectusgruppe.

Die *subvertebrale Muskelgruppe* hat im allgemeinen eine geringe Ausdehnung und eine unbedeutende Funktion. Sie wirkt hauptsächlich der dorsalen Muskulatur bei dorsoventralen Bewegungen der Wirbelsäule entgegen.

Die *ventrolateralen Muskeln*, die sich von den Querfortsätzen der Wirbel ventralwärts bis in die Gegend des ventral gelegenen Rectussystems ausdehnen, sind kompliziert und unterschiedlich gestaltet. Im typischen Fall liegen drei Muskelschichten übereinander. Bei den Fischen sind sie segmental gegliedert, während bei den Tetrapoden die segmentale Anordnung gewöhnlich verloren ging. Jede Schicht kann in bestimmten Regionen noch unterteilt sein, so daß sich die Schichtenzahl erhöht. Umgekehrt kommt es z.B. bei den Anuren zu einer teilweisen Reduktion der primären Muskelschichten. (Der *M. obliquus internus* fehlt.) Bei den Urodelen, bei denen sich die Rippen nicht bis in die ventrolaterale Rumpfwand erstrecken, sind drei Muskellagen vorhanden, von denen die oberflächliche Schicht unterteilt ist: *M.*

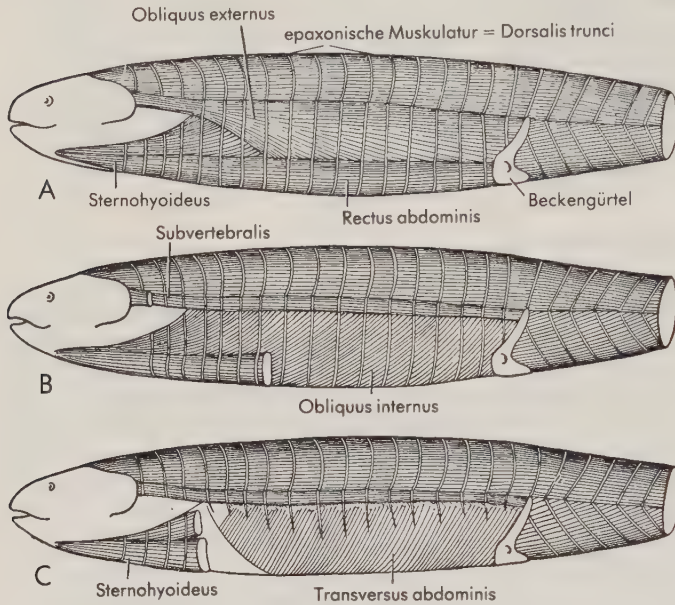


Abb. 200. Axiale Muskulatur eines Schwanzlurchs in der Ansicht von lateral. A Oberflächliche Schicht (eine dünne oberflächliche Lage des *M. obliquus ext.* ist bereits entfernt); B zweite Schicht: *M. obliquus int.* und subvertebrale Muskeln (*M. obliquus ext.* und *M. rectus* sind abgelöst); C *M. transversus* (*M. obliquus int.* entfernt). (Modifiziert nach MAURER)

obliquus externus, dessen Fasern hauptsächlich schräg von cranial dorsal nach caudal ventral verlaufen, wobei sie kopfwärts etwas mehr dorsal liegen; ein *M. obliquus internus*, dessen Fasern im Gegensatz dazu schräg nach dorsocaudal verlaufen, und – als tiefster der drei Muskeln – der *M. transversus*, dessen Fasern – anders als die der Obliqui – mehr in dorsoventraler Richtung ziehen. Bei den Amnioten kann eine vergleichbare Reihe einfacher Muskelschichten in der Lumbalregion vorhanden sein, wo die Rippen kurz sind oder fehlen. Weiter vorn persistiert gewöhnlich der *M. transversus*, doch werden die beiden oberflächlichen Hauptmuskelschichten durch die Rippen in eine verwirrende Zahl kleiner Muskeln zerlegt und in Schichten gegliedert – *Mm. intercostales*, *supracostales*, *subcostales* usw. (Abb. 201). Ein Versuch, sie im einzelnen zu beschreiben, wäre für den Autor genauso ermüdend wie für den Leser. Bei den Mammalia finden wir in der Bauchwand eine typische Dreischichtung der Muskulatur mit den *Mm. obliqui externus* und *internus* und dem *M. transversus abdominis*.

Der *M. rectus abdominis* verläuft auf der Bauchseite von der Schulterregion zum Becken, wie wir es auch heute noch bei den Urodelen beobachten können. An seinem lateralen Rand kann der Rectus mit den schrägen Bauchmuskeln, vor allem dem *Obliquus internus*, in mehr oder weniger enger Verbindung stehen. Bei den Tetrapoden mit einem hoch entwickelten Sternum ist der Rectus verkürzt und bei den

Mammaliern auf das Abdomen beschränkt. Er kann durch Zwischensehnen, *Inscriptiones (Intersectiones) tendineae*, unterteilt werden. Die so entstandenen Muskelbäuche geben jedoch im allgemeinen nicht die ursprüngliche segmentale Gliederung wieder.

Bei den Mammalia ist zwischen Brust- und Bauchhöhle eine Scheidewand ausgebildet, das Zwerchfell, *Diaphragma*, das zum wichtigsten Atemmuskel geworden ist (s. S. 298). Das Diaphragma besteht aus einer Reihe dünner Muskelzüge, die von der unteren Thoraxapertur und den Lendenwirbeln zur Zentralsehne des Zwerchfells, dem Centrum tendineum, konvergieren. Das Diaphragma ist ein spezialisiertes Derivat der Muskulatur der Cervicalregion und leitet sich nach älteren Angaben von der Rectusmuskulatur, nach neuerer Anschauung vom Transversussystem ab.

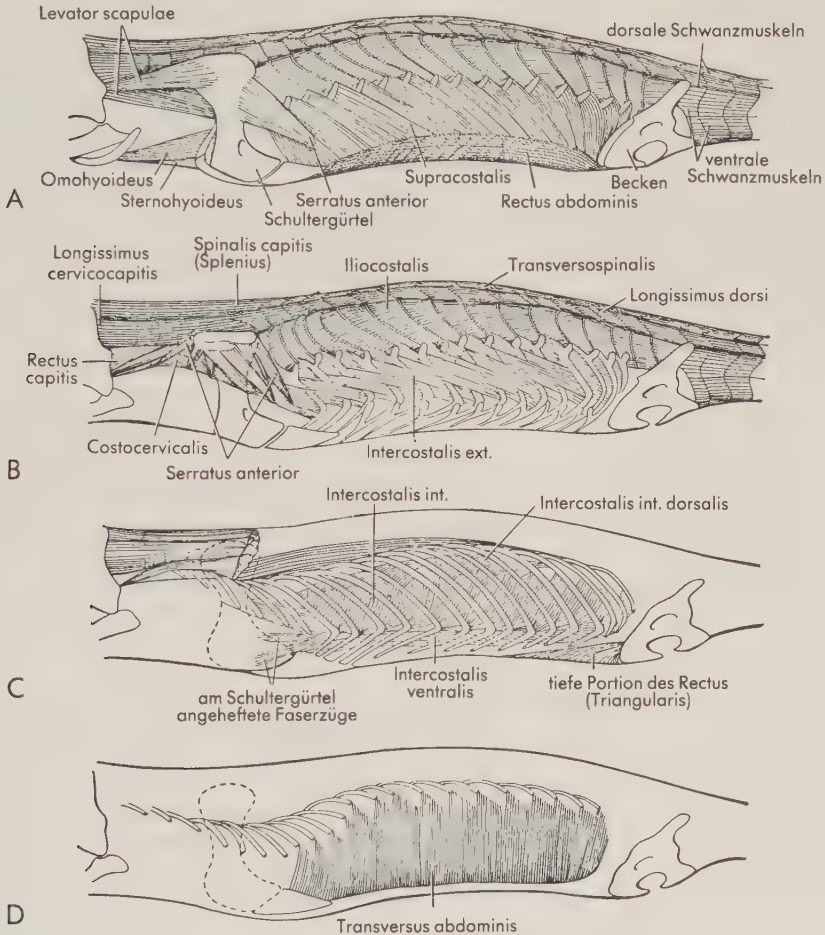


Abb. 201. Schichtenpräparation der axialen Muskulatur von *Sphenodon*. In A ist eine dünne, oberflächliche Schicht des M. obliquus ext. bereits entfernt. In B sind die Mm. supracostales, der M. rectus abdominis, die infrahyalen Muskeln und die oberflächlichen, zur Scapula ziehenden Muskeln abpräpariert. In C ist die epaxonische Muskulatur abgetrennt; die Mm. intercostales int. und die (in B nicht dargestellte) tiefe Portion des M. rectus, M. triangularis, sind sichtbar. In D sind die Rippen zum Teil reseziert und alle oberflächlich vom M. transversus abdominis gelegenen Muskeln entfernt. (Nach MAURER und FÜRBRINGER)

Muskulatur des Schultergürtels und hypobranchiale Muskeln

Wie zu erwarten, wird die Ausdehnung der Rumpfmuskulatur nach kopfwärts im Bereich des Schultergürtels weitgehend unterbrochen, und die Besonderheiten der Kiemen- bzw. Halsregion rufen in den vorderen Abschnitten der axialen Muskulatur abweichende Verhältnisse hervor. Die dorsalen epaxonalen Muskeln verlaufen mit einer verhältnismäßig kleinen Unterbrechung hinter dem Schultergürtel kopfwärts und endigen an der Hinterhauptsregion des Schädels. Für die Fixation (aber auch für die Bewegung) des Kopfes können sich besondere Muskelzüge entwickeln. Zusätzlich

verlaufen schwächere Stränge des subvertebralen Systems in der dorsalen Körperwand, aber prävertebral, nach vorn.

Die ventrolateralen Muskeln – Mm. obliqui und transversus oder ihre intercostalen Äquivalente – endigen vorn in der Schulterregion. Von der Obliquusreihe entwickelt sich jedoch eine spezielle Muskelgruppe, die bei den Landwirbeltieren den Schultergürtel trägt. Ganz im Gegensatz zum Beckengürtel der Tetrapoden, der fest mit der Wirbelsäule verbunden ist, hat der Schultergürtel keine unmittelbare Verbindung mit der Wirbelsäule. Der Körper ist statt dessen zwischen

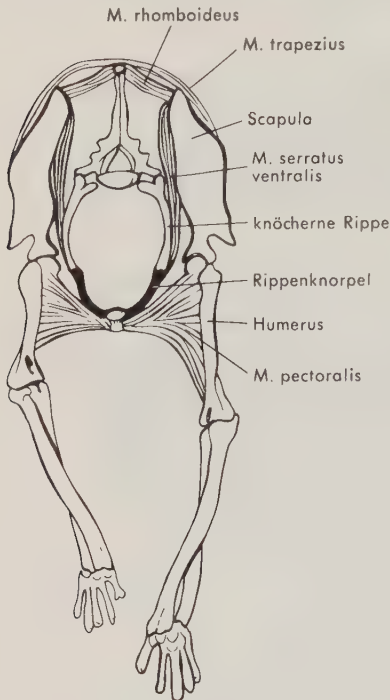


Abb. 202. Schematische Darstellung der Muskelzüge, die bei Säugetieren Rumpf und Schultergürtel federnd verbinden. Der Rumpf „hängt“ in der von den beiden Mm. serrati ventrales gebildeten Schlinge. Scapula und freie vordere Extremität werden durch die Mm. trapezius und rhomboideus auf der Dorsalseite, durch den M. pectoralis auf der Ventralseite des Körpers in die Stellung gebracht, daß sie den Rumpf tragen können und er nicht durchsackt. (Nach WALKER)

den Schulterblättern in muskulösen Schlingen aufgehängt, die von besonderen seitlichen Rumpfmuskeln, dem *M. serratus ventralis* und dem *M. levator scapulae*, gebildet werden. Sie verlaufen jederseits von der Spitze des Schulterblattes fächerförmig vor- bzw. abwärts und heften sich an den vorderen Rippen oder den Querfortsätzen an (Abb. 201 A, B; 202). Durch diese flexible Verbindung wird (ähnlich wie dem Automobil durch die Federung) dem Körper ein Großteil der bei der Bewegung auftretenden Stöße und Schwingungen erspart. Bei den Säugetieren ist zusätzlich ein *M. rhomboideus* weiter dorsalwärts ausgebildet, der das obere Ende des Schulterblattes nach medial zieht und so in seiner Lage hält. Ein ventraler Gürtelmuskel, der *M. pectoralis*, verbindet die ventrale Rumpfwand mit der Basis der freien Vorderextremität und sichert deren Position.

Während die ventrolateralen Rumpfmuskeln in der Schulterregion enden, setzen sich die ventralen Muskeln, die einen Teil des Rectussystems bilden, vor dem Schultergürtel in die Halsregion fort. Solche Muskeln sind bei den Fischen insgesamt als *hypobranchiale Muskulatur* oder Mm. *coracoarcuales* bekannt; denn die Elemente dieser Reihe entspringen im typischen Fall von der Coracoidregion des Gürtels und

heften sich am ventralen Ende der Kiemenbogen an. Bei den Tetrapoden bleiben verschiedene Züge dieser Muskulatur als *M. sternohyoideus*, *M. omohyoideus* usw. erhalten (Abb. 200; 201 A). Die Zunge der Tetrapoden entsteht am Mundboden. Das Baumaterial wandert aus dem basalen Abschnitt der Kiemenbogen ein und nimmt dabei hypobranchiales Muskelblastem mit, das die Zungenmuskulatur, das „Fleisch“ der Zunge, bildet (Abb. 229, S. 302).

Entwicklungsgeschichte und Nervenversorgung der hypobranchialen Muskeln sind nicht ohne Interesse. Als axiale Muskeln stammen sie von den Myotomen ab. Die direkte Verbindung zwischen den Myotomen der Occipital- und der Cervicalregion, aus denen die Zungenmuskulatur und die hypobranchialen Muskeln hervorgehen, und dem ventralen Halsbereich wird jedoch durch die Ausbildung der Kiemenspalten unterbrochen. Bei einigen Embryonen wurden von diesen Myotomen ausgehende Züge des Muskelblastems beobachtet, die über einen Umweg – zunächst oberhalb der Kiemen caudalwärts, dann hinter der Kiemenkammer ventralwärts und schließlich kopfwärts – in die ventrale Halsregion einwandern und dort die hypobranchiale (und Zungen-)Muskulatur bilden (Abb. 199, S. 264; 398, S. 494). Wie früher erwähnt, bleibt die Innervation bestimmter Muskeln in der Regel unverändert, selbst wenn sie sich weit von ihrer ursprünglichen Position entfernt haben. In Übereinstimmung mit dieser Aussage werden die Hypobranchialmuskeln bei Fischen von Occipital- und Cervicalnerven versorgt, die den gleichen Weg wie embryonal die Muskelblasteme rund um die Kiemenkammer und dann in die ventrale Halsregion nehmen. Bei den Amnioten bilden vergleichbare Nerven den N. hypoglossus und den Plexus cervicalis. Beim Embryo schlagen sie die gleiche ancestrale Verlaufsrichtung ein, ziehen zunächst ebenfalls caudalwärts und dann hinter den embryonalen Kiementaschen abwärts, und selbst im adulten Zustand machen sie diesen Umweg zu Zunge und Hals (s. S. 493).

Caudale Muskeln

Bei den Fischen setzt sich die axiale Muskulatur mit geringer Unterbrechung hinter der Kloaken- oder Analregion in den Schwanz fort. Die epaxonische Muskulatur ist hier einfach eine Fortsetzung der epaxonischen Muskulatur des Rumpfes. Ventral jedoch, wo die Leibeshöhle und ihr Inhalt fehlen, ändert sich die Anordnung der hypaxonischen Muskulatur. An die Stelle der übereinandergeschichteten Muskelplatten tritt ein Paar kompakter ventraler Muskelstränge, ähnlich der epaxonischen Muskulatur auf der Dorsalseite (Abb. 198, S. 264).

Bei den Tetrapoden hat die mächtige Entwicklung der Muskulatur des Beckengürtels und der aus ihr hervorgegangenen Extremitätenmuskeln die Kontinuität der axialen Muskeln zwischen Rumpf und Schwanz mehr oder weniger unterbrochen. Die epaxonischen Muskeln können allerdings wenig gestört sein. Bei vielen Amphibien und Reptilien verlaufen sie ohne oder mit nur geringer Unterbrechung über die Sacralrippen hinweg bis in den Schwanz. Die hypaxonische Muskulatur wird jedoch im Bereich des Beckengürtels vollständig oder nahezu vollständig unterbrochen. Der Schwanz hat zwar nicht die gleiche Bedeutung wie bei den Fischen, ist jedoch bei den Urodelen und vielen Reptilien stets kräftig und muskulös. Ein Teil der Muskelmasse des Schwanzes wird allerdings durch Muskeln gebildet (*Mm. caudifemorales*, s. S. 277), die vom Schwanz zum Femur ziehen und daher eher Extremitätenmuskeln als echte Schwanzmuskeln darstellen. Verständlicherweise ist die Schwanzmuskulatur bei Formen – wie Anuren, Vögeln, Säugern und Schildkröten – reduziert, bei denen der Schwanz als Ganzes an Bedeutung verloren hat. Aus der ventralen Schwanzmuskulatur entwickelt sich unmittelbar hinter dem Beckengürtel ein Sphincter, der die Kloaken- oder Analöffnung verschließt.

Augenmuskeln

Die Muskeln, die den Augapfel bewegen, bilden einen weit nach vorn verlagerten Vorposten der axialen Muskulatur. Mit Ausnahme der Cyclostomen wird – in Zusammenhang mit der Vergrößerung des Hirnschädels – die Reihe der mesodermalen Somiten, die sich längs des Rumpfes ausbildet, vorn in der Ohrregion unterbrochen. Weiter rostral, in der Orbitalregion, lassen sich bei Vertretern aller Wirbeltierklassen embryonal drei kleine präotische Somiten nachweisen (Abb. 199, S. 264). Sie beteiligen sich wenig an der Bildung von Skelet- und Bindegewebe, doch gehen aus ihnen die äußeren Augenmuskeln hervor. Sie werden von drei kleinen Hirnnerven (Nn. III, IV und VI, s. S. 487; 493) innerviert, die mit diesen Somiten in Verbindung treten.

Bei den meisten Wirbeltieren entwickeln sich aus den Somiten sechs typische, riemenähnliche Muskeln (Abb. 203). Beim adulten Tier entspringen sie von der Außenfläche des Hirnschädels und divergieren nach ihren Ansatzstellen am Bulbus oculi. Durch verschiedenartige Kombination der Muskeln kann ihr Zug das Auge in jede gewünschte Richtung drehen. Vier von ihnen, die *Mm. recti*, entspringen nahe beieinander ringförmig um den N. opticus an der Hinterwand der Orbita, die beiden anderen, die *Mm. obliqui*, haben ihren Ursprung im allgemeinen im vorderen Teil der Orbita. Vier der sechs Muskeln werden vom N. III, der M. obliquus superior vom N. IV und der M. rectus posterior (oder lateralis) vom N. VI innerviert. Entsprechend

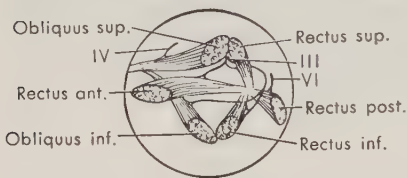


Abb. 203. Äußere Augenmuskeln in der Ansicht von lateral. (Vorderrand der Orbita links.) Der Bulbus ist entfernt, die ovalen Felder bezeichnen die Ansatzstellen der Augenmuskeln. Augenmuskelnerven: III N. oculomotorius; IV N. trochlearis; VI N. abducens. (Nach GOODRICH)

unserer Vermutung finden wir bei den Embryonen, bei denen bislang präotische Somiten nachgewiesen werden konnten, daß vier dieser Muskeln gewöhnlich aus dem ersten der drei präotischen Somiten hervorgehen, von den beiden anderen je einer.

Zusätzlich zu den sechs typischen Augenmuskeln können akzessorische Muskeln auftreten. Die meisten Tetrapoden (Vögel und Primaten bilden eine Ausnahme) besitzen einen *M. retractor bulbi*, der den Bulbus tiefer in die Orbita zurückzieht, und ein *M. levator bulbi* kann den Augapfel wieder an den alten Platz zurückholen. Bei den meisten Amnioten sind ein *M. levator palpebrae superioris*, der das Oberlid hebt, und ziemlich variable Muskelbündel vorhanden, welche die Nickhaut des Auges bewegen.

Extremitätenmuskeln

Die Muskulatur der paarigen Gliedmaßen stammt (phylogenetisch gesehen) von Myotomen der Rumpfregion und ist somit ein Teil der somatischen Muskulatur. Die Extremitätenmuskeln haben jedoch so viele Eigenheiten und sind bei den höheren Vertebraten so bedeutungsvoll geworden, daß sie einer gesonderten Besprechung bedürfen. Bei den Tetrapoden nimmt die Masse der axialen Muskulatur ab; die Extremitäten und ihre Muskeln vergrößern sich dagegen in den meisten Fällen außerordentlich. Um ein einfaches Beispiel zu nennen: Fisch als „Fleisch“ ist axiale Muskulatur; bei Ochse, Schaf oder Schwein ist fast das ganze „Fleisch“ Extremitätenmuskulatur, der Anteil an axialer Muskulatur ist gering. Selbst ein Kotelett, bei dem der anhaftende Knochen die axiale Natur des Muskelfleisches zu bezeugen scheint,

besteht zum Teil aus Extremitätenmuskulatur, die Ursprung am Rumpf genommen hat, und nur der relativ kleine Muskelanteil, der unmittelbar am Knochen liegt, ist wirklich axialer Herkunft.

Als Derivate des somatischen Systems sollten sich die Extremitätenmuskeln beim Embryo aus den Myotomen entwickeln. Bei einigen niederen Vertebraten – speziell bei den Haien – scheint dieser Ursprung nachweisbar (Abb. 199, S. 264). Die paarigen Flossenmuskeln gehen aus Muskelknospen hervor, die an der Spitze einer Reihe von Myotomen auswachsen. Bei den Tetrapoden – zumindest bei Vögeln und Säugern – wird ein solcher Ursprung nicht angenommen. Die Extremitätenmuskeln entstehen hier aus einem verdichteten bindegewebigen Blastem in loco. Möglicherweise stammt dieses Mesenchym letzten Endes aus den Myotomen.

In den Flossen der Fische ist die Muskulatur einfach angeordnet (Abb. 204 B). Auf jeder der beiden Seiten einer Flosse liegt ein *M. pterygialis*. Der dorsale Flossenmuskel hebt oder abduziert die Flosse, der ventrale drückt sie nieder oder adduziert sie. Zusätzlich können sich von den beiden Flossenmuskeln kleine Muskelzüge abgliedern, die Rotations- oder andere spezielle Flossenbewegungen ausführen.

Extremitätenmuskulatur der Tetrapoden

Bei den terrestrischen Wirbeltieren treffen wir eine veränderte Situation. Die Extremitätenmuskulatur ist nicht nur massiger, sondern auch viel stärker differenziert. Ihre Entwicklungsgeschichte bietet jedoch einen Schlüssel für eine natürliche Einteilung der vorhandenen Muskeln. Früh in der Ontogenese, während die Tetrapodenextremität noch eine kurze Knospe am Rumpf darstellt, wird eine Masse prämuskulären Gewebes (Abb. 204 A) sowohl an der Ober- als auch an der Unterfläche des sich

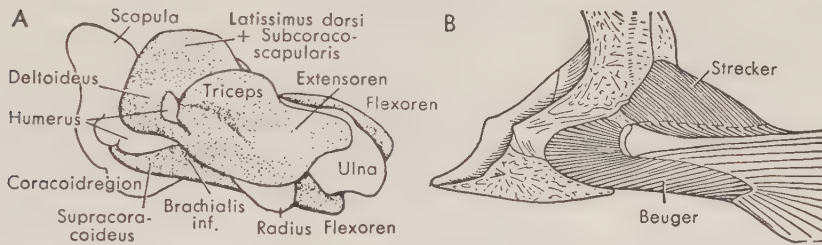


Abb. 204. A Linker Schultergürtel und Arm eines Eidechsen-Embryos. Skelet: weiß; Muskelanlagen: punktiert; B Schultergürtel und Brustflosse eines Fisches (Stör). Die Muskulatur der Fischflosse ist einfach gebaut. Sie besteht aus zwei Muskeln, *Mm. pterygiales communes*, je einem Muskel auf der Dorsalseite (Strecker oder Abduktor) und auf der Ventralseite der Flosse (Beuger oder Adduktor). Bei den (adulten) Landwirbeltieren hat sich die Extremitätenmuskulatur in eine größere Zahl von Muskelindividuen differenziert, doch gehen diese beim Embryo, ähnlich wie bei der Fischflosse, aus zwei Muskelblastemen, der Strecker- und der Beugermuskulatur, hervor. In dem abgebildeten Entwicklungsstadium hat die Differenzierung der Muskulatur gerade begonnen (vgl. Abb. 205 A). Die dorsale Muskelgruppe (Extensoren) ist deutlich zu erkennen, die ventrale Gruppe (Flexoren) größtenteils unter der Extremität verborgen. (Die Hand ist noch nicht entwickelt.)

entwickelnden Skelets gebildet. Es besteht wohl kein Zweifel, daß diese beiden einander entgegengesetzten Blasteme der dorsalen und der ventralen Muskulatur der Fischflosse entsprechen. Aus diesem Material gehen die vielfältigen Muskeln der vollentwickelten Gliedmaße hervor. Diese Muskeln können infolgedessen in zwei Hauptgruppen – eine dorsale und eine ventrale oder (grob gesagt) in Extensoren und Flexoren – geschieden werden. Im distalen Abschnitt der Extremität ist die Unter-

scheidung zwischen den Elementen der beiden Gruppen im allgemeinen eindeutig. Im Bereich der Extremitätengürtel (Schulter- und Hüftmuskulatur) würden verschiedene Modifikationen eine Abgrenzung dieser Gruppen erschweren, wäre ihre genetische Herkunft nicht bekannt.

Eine Beschreibung und ein Vergleich der recht verschiedengestaltigen Muskulatur aller Tetrapodengruppen würde ein Buch für sich erfordern. Wir wollen uns hier auf die bildliche Darstellung und eine kurze Beschreibung der Hauptmerkmale der Muskulatur einer Eidechse, als Repräsentant eines ziemlich generalisierten primitiven Tetrapoden²⁰, und eines Opossums, als Vertreter eines primitiven Säugertyps, beschränken.

Muskulatur der vorderen Extremität

Dorsale Muskeln (Abb. 205; 206 A, D). Bei allen Tetrapoden sind zahlreiche Muskeln vorhanden, die sich nahe am Humeruskopf anheften und für den größten Teil seiner Bewegungen im Schultergelenk verantwortlich sind. Zwei bedeutsame oberflächliche, fächerartige Muskeln dieser Art, die sowohl bei den Reptilien als auch bei den Säugern auftreten, sind der *M. latissimus dorsi*, der über die Fascia thoracolumbalis von Dornfortsätzen der Wirbel entspringt, und der *M. deltoideus*, der seinen Ursprung (oft zweiteilig) von der Scapula und der Clavicula nimmt. Bei den Mammalia hat ein Zug des erstgenannten Muskels Verbindung mit der Scapula gewonnen und sich als *M. teres major* abgegliedert. Bei den Reptilien entspringt ein kleiner dorsaler Muskel, der *M. scapulothoracalis anterior*, tief unter dem Deltoideus an der Oberfläche der Scapula. Bei den Mammalia ist er als *M. teres minor* an den Hinterrand der Scapula verlagert. Sowohl bei den Reptilien als auch bei den Säugern verläuft ein breiter Muskel (der in den Abbildungen nur zum Teil zu sehen ist) von der Innenfläche des Schultergürtels zum Humerus und inseriert nahe dem Ansatz des Latissimus am Tuberculum minus. Es ist dies der *M. subcoracoscapularis* der Reptilien, der *M. subscapularis* der Säuger.

An diese am weitesten proximal gelegenen Glieder der Mm. brachiales dorsales oder Extensoren schließt sich nach distal der *M. triceps brachii* an. Er entspringt vom Humerus und mit einem oder mehreren Köpfen von dem angrenzenden Abschnitt des Schultergürtels, bedeckt die dorsale Fläche des Oberarmes und heftet sich distal am Olecranon der Ulna an – diese Insertion ist überhaupt der „Grund“ für die Ausbildung dieses Fortsatzes. Er wirkt als Strecker des Vorderarmes. Unterhalb des Ellenbogengelenkes wird die dorsale Armmuskulatur durch die Extensoren des Vorderarmes fortgesetzt. Sie ziehen in Schichten von der Ellenbogenregion abwärts und fächern sich an den Skeletelementen von Vorderarm und Hand auf. Eine Reihe kurzer Extensoren ist im Bereich der Handwurzel und der Finger ausgebildet. Eidechse und Opossum zeigen größtenteils eine übereinstimmende Muskelanordnung. Im Gegensatz zu den Reptilien geht allerdings bei den Säugern der lange Extensor (*M. extensor digitorum communis*), der vornehmlich am Ectepicondylus (*Epicondylus radialis humeri*) entspringt, bereits am Vorderarm in seine Ansatzsehnen über, die an den einzelnen Fingern inserieren.

Ventrale Muskeln (Abb. 205; 206 B, C, E, F). Auf der ventralen Seite des Schultergürtels liegt als wichtiger oberflächlicher Muskel, der Brustmuskel, *M. pectoralis*, der den Humerus kraftvoll nach caudal und ventral ziehen kann. Er breitet sich fächerförmig weit über Sternum und Rippen aus und inseriert an einem kräftigen Muskelfortsatz (*Crista pectoralis*) distal vom Humeruskopf. Wie auf S. 290 erwähnt, trägt der *M.*

²⁰ Andere Reptilien (ausgenommen *Sphenodon*) und die Frösche sind zu spezialisiert, und die Urodelen sind hinsichtlich ihrer Muskulatur rückgebildet.

pectoralis bei den Säugetieren auch zur Ausbildung der Hautmuskulatur bei. Ein tiefer, kleiner ventraler Muskel verläuft als *M. coracobrachialis* vom Coracoid zur ventralen Seite des Humerus. Ventrale Armmuskeln mit einer dem *M. triceps* entgegengesetzten Beugewirkung sind der *M. brachialis* und der *M. biceps brachii*. Sie liegen auf der Vorderfläche des Humerus und setzen an der Ulna bzw. am Radius dicht unterhalb des Ellenbogengelenkes an.

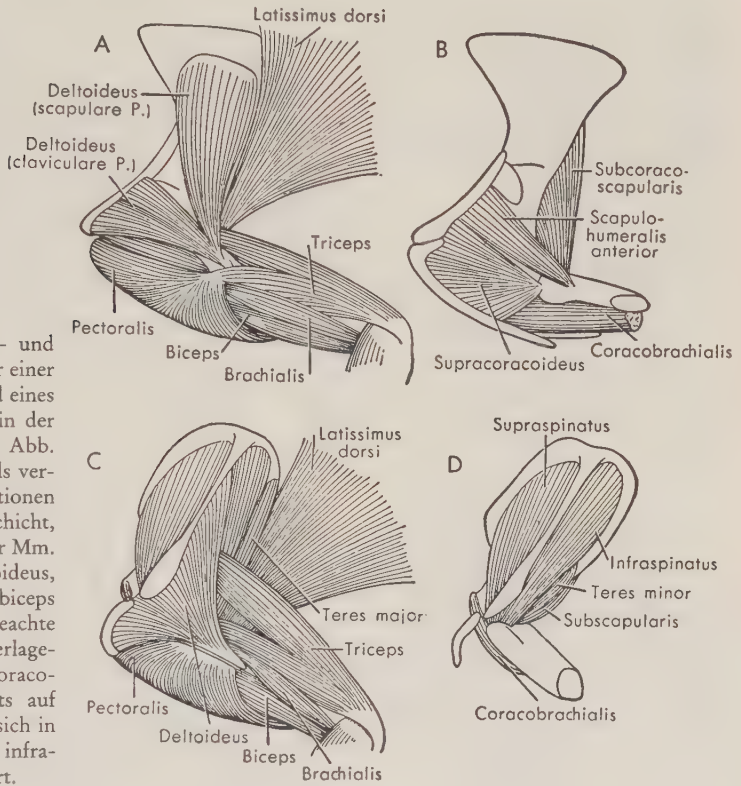


Abb. 205. Schulter- und Oberarmmuskulatur einer Eidechse (A, B) und eines Opossums (C, D) in der Ansicht von lateral. Abb. B und D sind jeweils vergleichbare Präparationen der tiefen Muskelschicht, nach Entfernung der Mm. latissimus, deltoideus, pectoralis, triceps, biceps und brachialis. Beachte beim Säuger die Verlagerung des *M. supracoracoideus* nach aufwärts auf die Scapula, wo er sich in die Mm. supra- und infraspinatus differenziert.

Diese vier proximalen Muskeln sind in ziemlich vergleichbarer Form sowohl bei den Reptilien als auch bei den Säugern ausgebildet. Ein fünfter Muskel, der bei den Reptilien in dieser Region liegt, scheint auf den ersten Blick bei den Säugern kein Homologon zu besitzen. Es ist dies der *M. supracoracoideus*, ein großer, fleischiger Muskel, der von der Coracoidplatte an die ventrale Fläche des Humerus verläuft. Bei der primitiven, gespreizten Tetrapodenstellung ist dieser Muskel, ein Adductor des Humerus, insofern wichtig, als er den Körper davor bewahrt, zwischen den Extremitäten durchzusacken. Bei den Mammalia finden wir in entsprechender Position keinen Muskel. Es fehlt ja auch eine Coracoidplatte, von der er entspringen könnte.

Tatsächlich ist der Muskel jedoch vorhanden, er hat sich nur nach dorsal auf die Außenfläche der Scapula verlagert und erscheint in Form der beiden Muskeln: *M. supraspinatus* und *M. infraspinatus* (Abb. 207). Diese wichtige Wanderung des Muskelursprungs ist wahrscheinlich für die Rückbildung der Coracoidregion des Schultergürtels, dem primären Ursprungsgebiet dieses Muskels, verantwortlich. Mit der Umlagerung des Muskels geht die Ausbildung der Spina scapulae und der Fossa

supraspinata der Säugerscapula einher. Der „Reptilien“muskel hat sich unter dem Deltoideus aufwärts geschoben (was sich in der Ontogenese der Säuger wiederholt) und hat (a) die alte Scapularplatte als Infraspinatus übernommen (und den Ursprung des Deltoideus auf die Spina beschränkt) und (b) eine neue Knochenplatte besetzt, die Fossa supraspinata, die für den Ursprung des abgeleiteten Supraspinatus an dem alten Vorderrand der Scapula angebaut wurde. Mit der veränderten Stellung der Extremität bei den Säugetieren war die Wirkung des Supracoracoideus in seiner alten Position

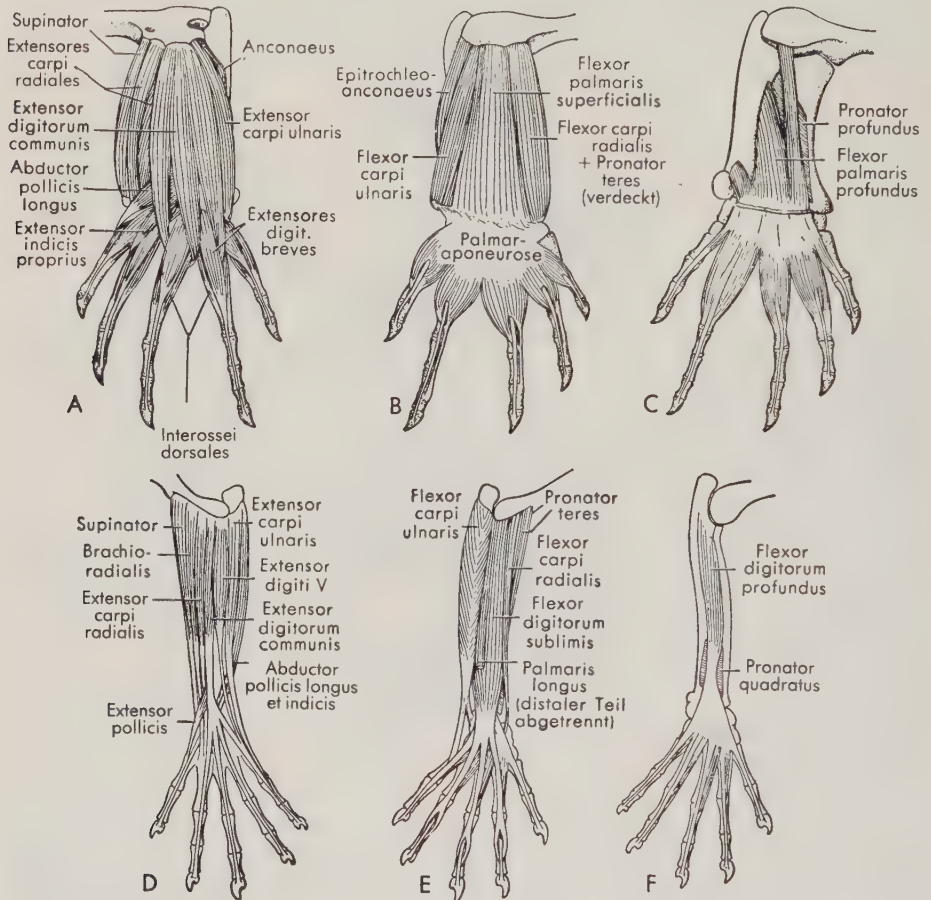


Abb. 206. Muskeln des Vorderarms und der Hand einer Eidechse (A–C) und eines Opossums (D–F), leicht schematisiert und vereinfacht. A und D Ansicht der Extensorenseite; B und E oberflächliche Flexorenschicht; C und F tiefe Schicht der Flexoren. Die auffälligsten Veränderungen vom Reptil zum Säuger sind auf der Extensorenseite die Reduktion der kurzen Handmuskeln und die Ausbildung langer Sehnen des *M. extensor digitorum communis* an Stelle der bis zu den Fingern reichenden Muskelbäuche beim Reptil. Für die Bewegung des „Daumens“ und des fünften Fingers haben sich lange Spezialmuskeln entwickelt. Auf der Flexorensseite hat sich bei den Reptilien eine kräftige und kompliziert gestaltete Aponeurose der Handfläche ausgebildet, an die proximal die langen Flexoren herantreten und von der zahlreiche Sehnen und kurze Muskeln zu den Fingern abgehen. Bei den Säugern ist keine einheitliche Sehnenplatte vorhanden. Der *M. palmaris longus* inseriert hier in einer oberflächlichen Aponeurose über dem Handgelenk (in der Abb. ist der Muskel abgeschnitten), und die beiden großen Beugemuskeln haben im Bereich der Handfläche eine breite Sehne ausgebildet. Die in der Tiefe gelegenen kurzen Handmuskeln sind nicht dargestellt.

hinfällig geworden. Seine Stützfunktion wurde jedoch erhalten, indem sich die beiden homologen Säugermuskeln an der äußersten Spitze des Humerus vor dem Schultergelenk angeheftet haben. Die sich ergebende Hebelwirkung führt den Arm ventral- und kopfwärts oder zieht umgekehrt den Körper dorsal- und cranialwärts über den Arm.

Im distalen Teil der Extremität erfolgt als Hauptimpuls für die Vorwärtsbewegung ein kraftvolles „Abstoßen“ der Arme und der Finger. Es wird durch die Beugemuskeln auf der ventralen Seite des Vorderarms bewirkt, die aus diesem Grunde entsprechend kräftig ausgebildet sind. Eine Reihe langer Flexoren fächert sich am Vorderarm und im Handwurzelbereich in einzelne Stränge auf, ähnlich wie auf der Gegenseite die Extensoren. Jedoch ist die Beugung der Finger durch einen in der Ellenbogenregion entspringenden Muskel insofern schwierig, als dieser in einem Bogen um die Unterfläche des Handgelenkes verlaufen müßte, wenn er direkt bis zu den Fingern reichen wollte. Dies wird bei den Reptilien durch die Ausbildung einer *Palmaraponeurose*,

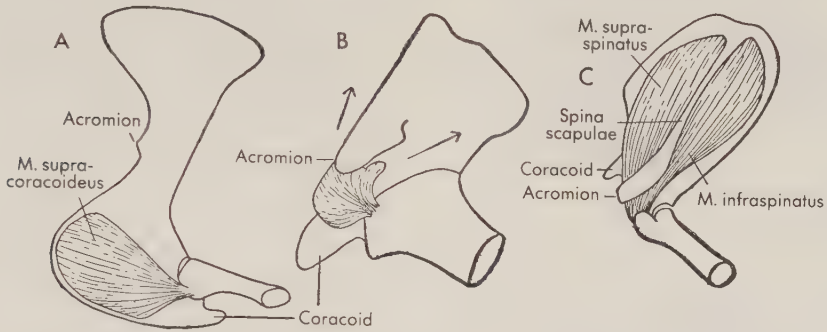


Abb. 207. Schulterregion A einer Eidechse, B eines Opossum-Embryos, C eines erwachsenen Opossums. Darstellung der wichtigsten Veränderungen der Schultermuskulatur zwischen Reptilien und Säugern und des gleichzeitigen Umbaus der Schultergürtelkonstruktion. Bei den Eidechsen verläuft der Supracoracoideus als großer ventraler Muskel von der Coracoidplatte zum Humerus. Beim Opossum-Embryo wird ein ähnlich gelagerter Muskel angelegt, der jedoch in dem abgebildeten Stadium beginnt, sich aufzuspalten und sich (in Pfeilrichtung) über das Acromion jederseits der Spina scapulae auf der Scapula auszubreiten. Beim adulten Säuger sind aus der zunächst einheitlich erscheinenden Muskelanlage die auf der Dorsalseite der Scapula gelegenen Mm. supra- und infraspinatus hervorgegangen. Für den Ansatz des Supraspinatus wurde ein neuer Abschnitt der Scapula entwickelt, während der Proc. coracoideus zu einem kleinen Zapfen reduziert ist. (B nach CHENG)

einer polsterartigen Bindegewebsplatte unter der Handwurzel, vermieden. An ihr setzen proximal die langen Fingerbeuger und distal bestimmte kurze Finger Muskeln an. (Eine ähnliche Struktur in der Hinterextremität ist in Abb. 210 A dargestellt.) Bei den Säugern ist die Bindegewebsplatte in mehrere übereinander geschichtete Sehnenplatten unterteilt.

Muskulatur der hinteren Extremität

Dorsale Muskeln (Abb. 208; 209 A, D). Bestimmte dorsale Muskeln oder Muskelkomplexe an der Hüfte und der Oberschenkelregion bei niederen Tetrapoden und Säugern lassen sich leicht vergleichen. Die Reptilien besitzen einen kräftigen, fleischigen *M. puboischiofemoralis internus*, der aus dem Lendenbereich und der Innenfläche des Beckengürtels entspringt und am Femur (nahe dem Femurkopf) ansetzt. Bei den Säugern ist dieser Muskel in den *M. iliacus* und den *M. psoas* geschieden. Bei den Reptilien und den Säugern setzt eine Muskelgruppe, die an Ilium, Pubis und Femur

entspringt, und auf der Dorsalseite des Femur nach distal verläuft, mit einer kräftigen, gemeinsamen Sehne am Tibiakopf an: *M. quadriceps femoris*. Diese Sehne schließt bei den Säugetieren die *Patella* ein. Der *M. quadriceps femoris* streckt das Bein in nahezu gleicher Weise wie der *M. triceps brachii* den Arm. Die *Mm. vasti* sind die Köpfe des Muskelteils, der am Femur entspringt. Die vom Beckengürtel kommenden Muskulzüge des *M. quadriceps* werden dagegen bei Reptilien und Säugern verschieden benannt. Es ist zwar wahrscheinlich, daß der *M. iliotibialis* der Reptilien dem *M. rectus femoris* der Säuger entspricht; dagegen ist es ungewiß, ob der *M. ambiens* der Reptilien mit dem *M. sartorius* der Säuger homolog ist.

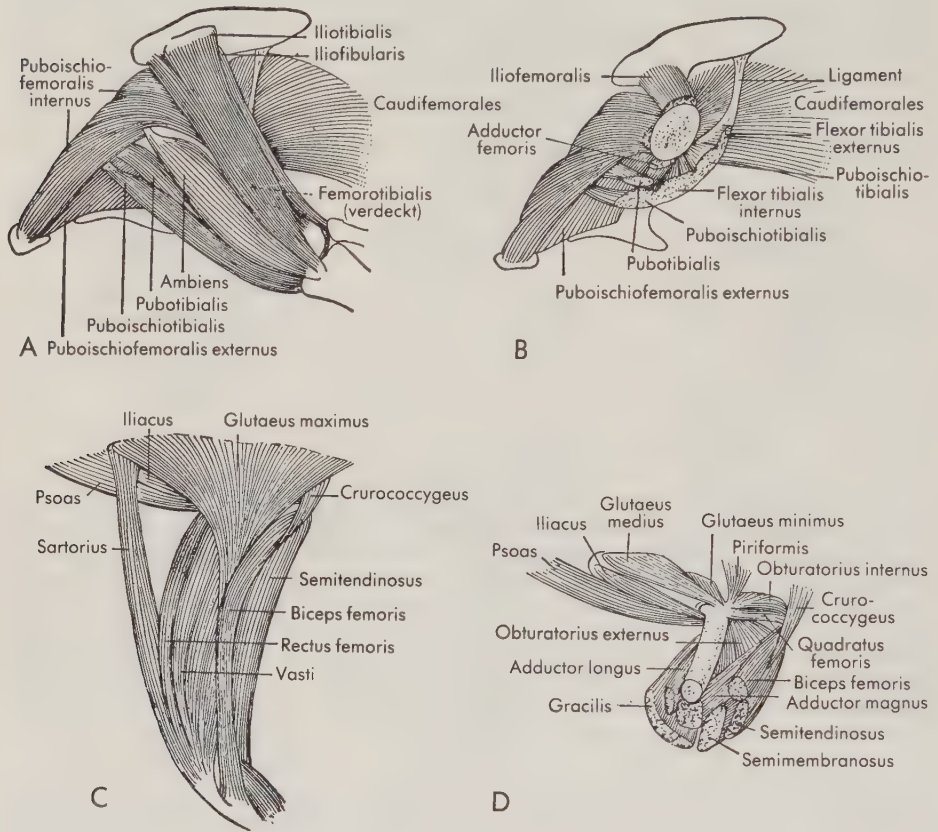


Abb. 208. Becken- und Oberschenkelmuskulatur einer Eidechse (A, B) und eines Opossums (C, D) in der Ansicht von lateral (Vorderende links). A und C oberflächliche Schicht; B und D Präparation der tiefen Schicht.

Zwei andere dorsale Muskeln, die bei den Reptilien vom Ilium entspringen, sind nicht so leicht mit Säugermuskeln der entsprechenden Region zu homologisieren. Wir haben erwähnt, daß bei den Säugern die Stellung des Oberschenkels wesentlich geändert wurde, und infolgedessen ist es naheliegend, auch Abänderungen in der dazu gehörenden Muskulatur zu erwarten. Bei den Reptilien zieht ein *M. iliofemoralis* von der Iliumplatte direkt auswärts zum Femur. Bei den Säugern liegen an ziemlich gleicher Stelle die kräftigen *Mm. glutaeei*, doch unterscheiden sie sich beträchtlich in ihrer Verlaufsrichtung und in ihrer Funktion. Dies gilt vor allem für die tieferen

Glutäen, die mit einer beträchtlichen Hebelkraft auf das Femur wirken, es nach hinten ziehen und dadurch das Knie strecken oder – bei auf den Boden aufgesetzter Hinterextremität – den Körper nach oben und vorwärts stoßen. Bei den Reptilien zieht ein langer *M. iliofibularis* (wie der Name besagt) vom Ilium zur Fibula. Dieser Muskel fehlt bei den Säugern, wird aber möglicherweise durch einen langen Muskelzug der Glutäen ersetzt.

Unterhalb des Kniegelenkes zeigen die Extensoren der Hinterextremität sowohl bei den Reptilien als auch bei den Säugern im wesentlichen ein Bild, das sich der Anordnung der Muskulatur in der Vordergliedmaße vergleichen läßt.

Ventrale Muskeln (Abb. 208; 209 B, C, E, F). Die ventrale Muskelgruppe der Hüfte und des Oberschenkels adduziert hauptsächlich das Femur und beugt im Kniegelenk. Das bedeutet, daß sie bei der Lokomotion den Körper vom Boden abhebt und ihm einen Vorwärtssimpuls gibt. Diese Muskeln sind daher kräftig, von großer Bedeutung und entsprechend stark differenziert. Sie sind in drei Hauptgruppen angeordnet:

- (1) Die Muskeln, die vom Becken zum Femur ziehen, liegen größtenteils in der Tiefe. Es lassen sich drei Gruppen unterscheiden. (a) Ein großer, tiefer Muskel entspringt fleischig vom größten Teil der Außenfläche von Pubis und Ischium (die Ausbildung des von beiden Knochen umrahmten Fensters, s. S. 202, steht mit diesem Muskelursprung in Beziehung). Er wird bei den Reptilien als *M. puboischiofemoralis externus* bezeichnet, bei den Säugern als *M. obturatorius externus*, mit einer Abspaltung, dem *M. quadratus femoris*. (b) Ein kleinerer Muskel verläuft von der Innenseite des Ischium zum Femurkopf und wird bei den niederen Tetrapoden *M. ischiotrochantericus*, bei Säugetieren *M. obturatorius internus* genannt. (c) Bei den Reptilien zieht ein *M. adductor femoris* von Os pubis und Os ischii am Femur abwärts zu dessen Unterfläche. Ihm sind die vielfältigen Adductoren des Femurs der Säugetiere, einschließlich des *M. obturatorius internus*, zumindest teilweise, wenn nicht insgesamt homolog.
- (2) Eine große und komplexe Gruppe langer Muskeln, welche die Tibia beugen, bedeckt die Unterfläche des Oberschenkels. Bei den Reptilien sind dies: der *M. puboischiotibialis*, der *M. flexor tibialis externus*, der *M. flexor tibialis internus* und der *M. pubotibialis*. Ihre Mammalierhomologa scheinen: *M. gracilis*, *M. semimembranosus*, *M. semitendinosus* und möglicherweise der *M. biceps femoris* (der an der Fibula inseriert).
- (3) Bei typischen Reptilien entspringen als kräftige ventrale Extremitätenmuskeln die beiden *Mm. caudifemorales* (ein langer und ein kurzer) von den Schwanzwirbeln, verlaufen nach vorn und inserieren mit ihren Sehnen am Femur. Sie ziehen das Femur kraftvoll nach hinten. Bei fest aufgesetztem Fuß wird entsprechend der Körper vorwärtsgetrieben. Bei den Säugern ist diese Gruppe jedoch mit der Reduktion des Schwanzes und der veränderten Extremitätenstellung zu kleinen und variablen Muskelzügen, wie dem *M. piriformis*, rückgebildet.

Die langen ventralen Muskeln der „Wade“ sind bei allen Tetrapoden großenteils in dem mächtigen *M. gastrocnemius* konzentriert. Wie im Falle der Flexoren der vorderen Extremität muß für die „Umrundung“ des Tarsus eine geeignete Konstruktion gefunden werden. Die Reptilien haben dieses Problem, wie an der Hand, durch die Ausbildung einer *Plantaraponeurose* gelöst. Bei den Säugern jedoch wurde eine neue Einrichtung geschaffen, um den Fuß vom Boden abzuhebeln. Am Calcaneus entwickelte sich ein Fersenhöcker, der den Wadenmuskeln als kräftiger Hebel dient. Der Gastrocnemius zieht nicht mehr an den Seitenrand der Aponeurose, sondern inseriert mittels der „Achilles“-sehne am Tuber calcanei (Abb. 210).

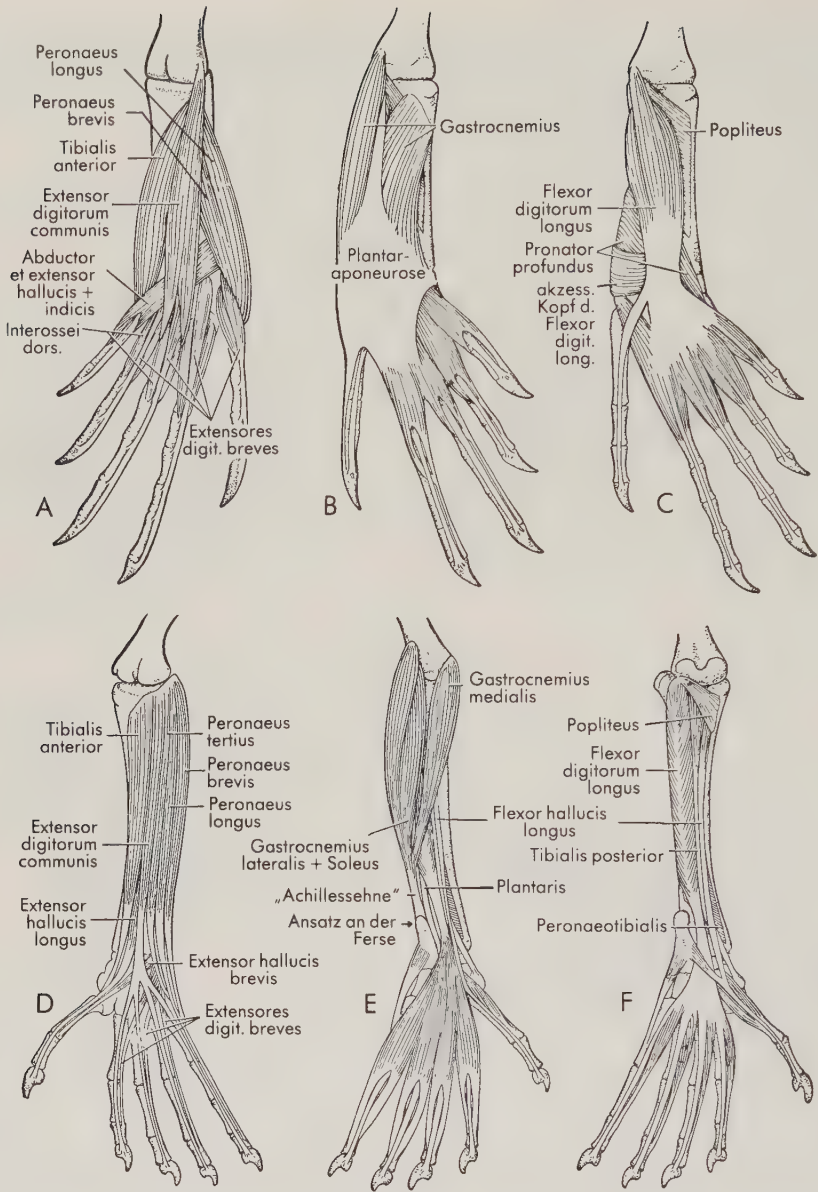


Abb. 209. Unterschenkel- und Fußmuskulatur einer Eidechse (A–C) und eines Opossums (D–F), leicht schematisiert und vereinfacht. A und D Extensorenseite; B und E oberflächliche Schicht der Flexoren; C und F tiefe Schicht der Beugermuskeln. Die Extensoren des Unterschenkels und des Fußes sind bei der Eidechse den Streckern an Vorderarm und Hand ohne weiteres vergleichbar; lediglich die Differenzierung der Muskelindividuen ist auf der tibialen (= Innen-)Seite des Unterschenkels geringer als an der radialen Seite des Vorderarms. Bei den Extensoren des Unterschenkels bestehen zwischen Reptilien und Säugern ähnliche Unterschiede, wie sie für die Vordergliedmaße bei beiden Gruppen beschrieben wurden. Bei den Säugern geht der *M. extensor digitorum* schon am Unterschenkel in getrennte Sehnen über, und für die erste und die fünfte Zehe sind spezielle, lange Muskeln ausgebildet. Die Flexorengruppe des Unterschenkels der Eidechse ähnelt den Beugern des Vorderarms

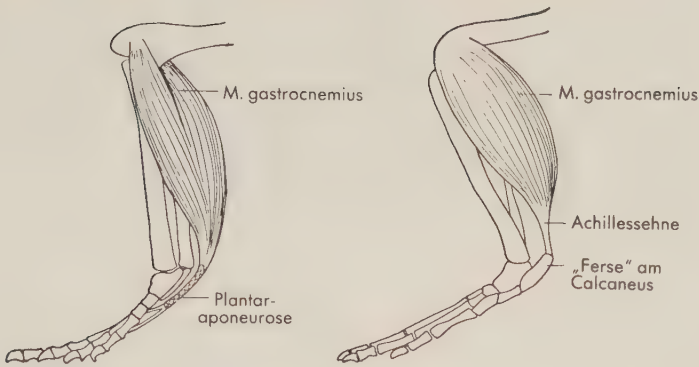


Abb. 210. Lateralansicht der Hinterextremität einer Eidechse (*links*) und eines typischen Säugers (*rechts*). Darstellung des Gegensatzes in der Wirkungsweise des wichtigsten Wadenmuskels, des M. gastrocnemius, bei der Plantarflexion. Bei den niederen Tetrapoden verläuft dieser Muskel um die Fußwurzel herum auf die Unterfläche des Fußes und setzt an einer Bindegewebsplatte an, der Plantaraponeurose, welche die Zugwirkung des Muskels auf die Zehen überträgt (vgl. Abb. 209 B). Bei den Säugern ist die Wirkungsweise des Gastrocnemius durch die Ausbildung eines Fersenhöckers am Calcaneus vereinfacht (vgl. Abb. 209 E). Durch die Anheftung der Sehne an dieser Stelle führt die Kontraktion des Muskels zu einem Abhebeln des Fußes vom Boden.

Extremitätenmuskeln bei anderen Tetrapodengruppen

Wie bereits erwähnt, lassen sich die vielfältigen Unterschiede, die zwischen der hier skizzierten Anordnung der Extremitätenmuskeln bei Eidechsen und Säugetieren und ihrer Gliederung bei anderen Tetrapoden bestehen, im Rahmen dieses Buches nicht darstellen. Nachfolgend sei deshalb nur kurz auf einige gruppentypische Merkmale hingewiesen. Bei den Schildkröten bedingt die Ausbildung des Panzers Besonderheiten der Lokomotion. Die Extremitätenmuskeln sind (ebenso wie das Extremitätenskelet) entsprechend modifiziert, doch stimmt ihre grundsätzliche Anordnung mit der für die Eidechsen beschriebenen Gliederung der Muskulatur weitgehend überein. Bei den Krokodilen weisen gewisse Modifikationen der ventralen Hüftmuskulatur auf die Verwandtschaft dieser Gruppe mit den Vögeln hin. Bei den Vögeln entsprechen Gliederung und Anordnung der Extremitätenmuskeln im Prinzip dem Reptilienmuster, doch sind zahlreiche Unterschiede vorhanden. Die Brustmuskeln, die den Flügel während des Fluges nach abwärts und hinten ziehen, sind besonders kräftig ausgebildet. Sie bestehen weitgehend aus dem „weißen Fleisch“ des Geflügels. Die Beckenmuskulatur ist im Hinblick auf die Stellungsänderung der Hintergliedmaßen und die damit einhergehende Umkonstruktion des Beckengürtels (s. S. 204) noch stärker spezialisiert als bei den Krokodilen. Der relativ einfache Aufbau der Extremitätenmuskulatur der

in mancherlei Hinsicht – so in der Entwicklung einer kräftigen Plantaraponeurose, an welcher der größte Teil der Muskeln sowohl proximal als auch distal fixiert ist. Sie unterscheidet sich jedoch durch das Fehlen seitlicher (tibialer und fibularer) Beugemuskeln und die Ausbildung eines kräftigen zweiköpfigen Wadenmuskels, eines Gastrocnemius. Bei den Säugern hat die Wadenmuskulatur (mit Ausnahme des M. plantaris) eine neue Insertion – am Fersenbein – gefunden. Die langen Flexoren der Zehen verlaufen jedoch zu der reduzierten Plantaraponeurose, von der – wie bei den Reptilien – die distalen Sehnen und die kurzen Fußmuskeln ausgehen (in F sind die oberflächlichen kurzen Fußmuskeln entfernt und die tiefer gelegenen Sehnen und Muskeln freigelegt). Sowohl bei der Eidechse als auch beim Opossum ziehen auf der Beugeseite kurze, tiefe Muskeln zu den Zehen, die in den Abb. nicht dargestellt sind.

Tafel 2a Homologe Extremitätenmuskeln bei verschiedenen Tetrapodengruppen

Die vielfältigen Varianten innerhalb der aufgeführten Gruppen sind in der Zusammenstellung nicht berücksichtigt. Zahlreiche Einzelheiten blieben unerwähnt. Für jede Gruppe wurde nur ein gebräuchlicher Name des betreffenden Muskels angegeben, auch wenn oft eine Reihe von Synonymen vorliegt. In vielen Fällen sind die Homologien zweifelhaft.

Vordere Extremität: Dorsale Muskeln

Mammalia	Reptilia	Urodela	Anura	Aves
M. latissimus dorsi	}	M. latissimus dorsi	M. latissimus dorsi	M. latissimus dorsi
M. teres major				
M. subscapularis	{ M. subcoracoscapularis M. scapulohumeralis posterior	}	M. subcoracoscapularis	{ M. coracobrachialis posterior M. subcoracoscapularis M. scapulohumeralis anterior
M. deltoideus	{ M. dorsalis scapulae M. deltoideus clavicularis			
M. teres minor	M. scapulohumeralis anterior	M. deltoideus	M. dorsalis scapulae	}
M. triceps brachii	M. triceps brachii	M. triceps brachii	M. scapulohumeralis brevis	
M. supinator	M. supinator	M. supinator longus	M. extensor antebrachii radialis	M. extensor antebrachii radialis
M. brachioradialis	}	Mm. extensores carpi radiales	M. extensor carpi radialis	M. extensor carpi radialis
Mm. extensores carpi radiales		M. extensor digitorum communis	M. extensor digitorum communis	M. extensor digitorum communis
M. extensor digitorum communis	}	M. extensor carpi ulnaris	{ M. extensor carpi ulnaris M. epicondylocubitalis	M. extensor carpi ulnaris
M. extensor digiti quinti				
M. extensor carpi ulnaris	}	M. supinator manus	M. abductor indicis longus	M. abductor pollicis
M. anconaeus				
Mm. abductores pollicis	Mm. extensores digitorum I–III	Mm. extensores digitorum breves	Mm. extensores digitorum breves	Mm. extensores digitorum breves
Mm. extensores digitorum I–III				

Tafel 2b Homologe Extremitätenmuskeln bei verschiedenen Tetrapodengruppen (Fortsetzung)

Vordere Extremität: Ventrale Muskeln			
<i>Mammalia</i>	<i>Reptilia</i>	<i>Urodela</i>	<i>Anura</i>
M. pectoralis	M. pectoralis	M. pectoralis	M. pectoralis
M. supraspinatus	}	{ M. supracoracoideus M. coracodialis (fehlt)	M. coracohumeralis
M. infrapinatus			M. coracodialis
M. biceps brachii	M. biceps brachii	Mm. coracobrachiales	(fehlt)
Mm. coracobrachiales	Mm. coracobrachiales	Mm. coracobrachiales	Mm. coracobrachiales
M. brachialis	M. brachialis inferior	M. brachialis	—
M. pronator teres	M. pronator teres	}	{ M. flexor antebrachii medialis Mm. flexores carpi radiales
M. flexor carpi radialis	M. flexor carpi radialis		
M. flexor digitorum sublimis	}	M. flexor palmaris superficialis	M. palmaris longus
M. palmaris longus		M. flexor antebrachii ulnaris	M. flexor antebrachii lateralis
M. epitrochleoanconaeus	M. epitrochleoanconaeus	{ M. flexor carpi ulnaris M. flexor carpi ulnaris	{ M. flexor carpi ulnaris M. epitrochleocubitalis
M. flexor carpi ulnaris	M. flexor carpi ulnaris		
—	—	M. ulnocarpalis	—
M. flexor digitorum profundus	M. flexor digitorum profundus	M. flexor palmaris profundus	M. flexor accessorius
M. pronator quadratus	M. pronator profundus	M. pronator profundus	M. pronator profundus
Mm. flexores digitorum breves superficiales, M. palmaris brevis, Mm. contrahentes, Mm. lumbicales usw.			
Mm. flexores digitorum breves profundi, Mm. interossei dorsales, palmares			

Tafel 2c Homologe Extremitätenmuskeln bei verschiedenen Tetrapodengruppen (Fortsetzung)

Hintere Extremität: Dorsale Muskeln				
<i>Mammalia</i>	<i>Reptilia</i>	<i>Urodela</i>	<i>Anura</i>	<i>Aves</i>
M. sartorius	?M. ambiens	?M. iliotibialis	?M. tensor fasciae latae	?M. ambiens
M. rectus femoris	M. iliotibialis	M. ilioextensorius	{ M. cruralis M. gluteus	M. iliotibialis
Mm. vasti	M. femorotibialis	—	—	M. sartorius
M. gluteus maximus	?M. iliofibularis	?M. iliofibularis	?M. iliofibularis	M. femorotibialis
M. iliacus	{	{	{	{
M. psoas				
M. pectineus	M. puboischiofemoralis internus	M. puboischiofemoralis internus	{ M. iliacus M. pectineus M. adductor longus	?M. iliofibularis
M. gluteus medius	{	{	{	{
M. gluteus minimus				
	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis	M. iliofemoralis internus
				{ M. iliofemoralis externus M. iliotrochantericus
M. tibialis anterior	M. tibialis anterior	M. tibialis anterior	M. extensor cruris brevis	M. tibialis anterior
M. extensor digitorum longus	{	{	{	{
M. extensor hallucis longus				
M. peroneus tertius	M. extensor digitorum communis	M. extensor digitorum communis	M. tibialis anticus longus	M. extensor digitorum communis
M. peroneus longus	M. peroneus longus	M. peroneus longus	{	{
M. peroneus brevis	M. peroneus brevis	M. peroneus brevis		
			M. peroneus	{ M. peroneus longus M. peroneus brevis
Mm. extensores digitorum breves	Mm. extensores digitorum breves	Mm. extensores digitorum breves	M. tibialis anticus brevis	Mm. extensores digitorum breves

Hintere Extremität: Ventrale Muskeln

<i>Mammalia</i>	<i>Reptilia</i>	<i>Urodela</i>	<i>Anura</i>	<i>Aves</i>
M. obturator(ius) externus	M. puboischiofemoralis externus	M. puboischiofemoralis externus	M. adductor magnus (z. T.)	M. obturator externus
M. quadratus femoris	M. ischiofemorale	M. ischiofemorale	{ Mm. gemelli	M. ischiofemorale
M. obturator(ius) internus	M. ischioatrochantericus		{ M. obturator internus	M. puboischiofemorale
{ Mm. gemelli				
Mm. adductores femoris	M. adductor femoris	M. adductor femoris	{ M. obturator externus	
brevis et longus			{ M. quadratus femoris	
M. adductor magnus	? M. pubotibialis	? M. pubotibialis	? M. adductor magnus (z. T.)	
M. crurocoxae	M. caudifemoralis longus	M. caudifemoralis longus	M. caudalpuboischiotibialis	Mm. coccygeofemorales
M. piriformis	M. caudifemoralis brevis	M. caudifemoralis brevis	M. piriformis	
	M. puboischiotibialis	M. puboischiotibialis	{ M. semitendinosus	
M. gracilis			{ M. sartorius	
M. semimembranosus	M. flexor tibialis internus	M. ischioflexorius	{ M. semimembranosus	M. ischioflexorius
M. semitendinosus	? M. flexor tibialis externus		{ M. gracilis	
M. biceps femoris				M. caudilioflexorius
M. gastrocnemius medialis	M. gastrocnemius internus	M. flexor digitorum sublimis		M. gastrocnemius internus
M. flexor hallucis longus	M. flexor digitorum longus	M. flexor digitorum longus	{ M. plantaris longus	M. flexor hallucis longus
M. flexor digitorum longus	M. pronator profundus	M. pronator profundus		M. flexor profundus
M. tibialis posterior	M. popliteus	M. popliteus		
M. popliteus			M. tibialis posticus	M. tibialis posticus
M. gastrocnemius lateralis	M. gastrocnemius externus	? M. fibulotarsalis		M. popliteus
M. soleus				M. gastrocnemius externus
M. plantaris				
M. interosseus cruris	M. interosseus cruris	M. interosseus cruris		
			Mm. flexores digitorum breves superficiales, Mm. contrahentes, Mm. lumbricales	
			Mm. flexores digitorum breves profundi, Mm. interossei dorsales, plantares	

Urodelen stellt eine Rückbildung und nicht einen primitiven Zustand dar. Der Verlust der primitiven dermalen Elemente des Schultergürtels hat zu einer Sonderentwicklung der Schultermuskeln geführt. Die claviculäre Portion des *M. deltoideus* entspringt von einem langen vorderen Fortsatz des Coracoids (richtiger des Procoracoids) als *M. procoracohumeralis*. Ein *M. biceps brachii* fehlt den Amphibien. Wahrscheinlich ist dieser für Amnioten typische Muskel durch eine Verschmelzung von Fasern des *M. supracoracoideus* und des angrenzenden *M. brachialis* entstanden. Aus dem *M. supracoracoideus* hat sich bei einigen Urodelen und bei den Fröschen ein *M. coracodialis* abgetrennt, der mit einer langen Sehne zum Radius zieht und so bis zu einem gewissen Grade die Funktion des Biceps als Beuger des Ellenbogengelenkes übernimmt. Zahlreiche Unterschiede gegenüber den Reptilien bestehen in der Muskulatur der Hinterextremität der Urodelen. In der dem *M. quadriceps femoris* entsprechenden Muskelgruppe fehlen die starken Muskelursprünge vom Femur, die bei allen Amnioten vorhanden sind. Auf der ventralen Seite der Hüfte sind die langen Flexoren der Tibia stark vereinfacht und der *M. caudifemoralis* erreicht nicht das Femur, sondern strahlt in den *M. gracilis* ein. Ein *M. gastrocnemius* der Reptilien oder der Säugetiere ist nicht ausgebildet. Bei den Fröschen ist die Muskulatur hoch entwickelt, jedoch im Hinblick auf die hüpfende Fortbewegungsweise dieser Tiere und die besondere Konstruktion ihres Extremitätenskelets stark verändert. In Tafel 2 (S. 280 f.) wurde versucht, die einander homologen Muskeln der verschiedenen Tetrapodengruppen zusammenzustellen. Die Bezeichnung der Muskeln beruht auf der Nomenklatur der Säugermuskeln. Es zeigt sich jedoch, daß viele der Muskeln, die den gleichen Namen tragen, nicht homolog sind.

Die Konstruktionsunterschiede im Extremitätenskelet der verschiedenen Säugergruppen lassen entsprechende Abweichungen in der Gliederung und der Anordnung der Extremitätenmuskulatur erwarten. Eine Diskussion der Einzelheiten würde jedoch viel zu weit führen. Der Verlust der Clavicula bei einigen Säugetieren bedingt zwangsläufig Veränderungen der Muskulatur des Schultergürtels. Die großen Unterschiede im Aufbau des Fußskelets gehen mit einer entsprechend variablen Ausbildung der Unterschenkel- und der Fußmuskulatur einher.

Branchialmuskulatur

Die Branchialmuskulatur ist von der somatischen Muskulatur, die wir in den vorstehenden Abschnitten dieses Kapitels besprochen haben, deutlich verschieden. Sie ist in der Kiemenregion ancestraler Wirbeltiere hoch entwickelt und bleibt, in stark veränderter Form, selbst bei den höchsten Gruppen der Vertebraten erhalten. Skeletelemente (s. S. 219) und Nerven (s. S. 490 f.) des Kiemendarmes weisen wesentliche Besonderheiten auf. Dies gilt auch für die Kiemendarmmuskulatur, die im Gegensatz zu der gesamten anderen quergestreiften Muskulatur nicht von den Myotomen abstammt, sondern aus dem Mesenchym der Splanchnopleura hervorgeht (Abb. 80 C, S. 138; 199, S. 264). In ähnlicher Weise entsteht die glatte Muskulatur des eigentlichen Darmes, der sich an den Kiemendarm anschließt.

Die Branchialmuskeln und die eigentliche Darmmuskulatur sind schließlich nur vorderer und hinterer Abschnitt eines einzigen großen Visceralmuskelsystems, dessen primäre Lokalisation die Wand des Verdauungstraktes darstellt. Für die Verdauungsprozesse des Magens und des Darmes genügen die langsamen Kontraktionen der glatten Muskulatur. Für die kräftigen Bewegungen, die im Kiemendarmbereich primitiver Vertebraten – für die Atmung und ursprünglich mehr noch für das Nahrungsstrudeln – erforderlich sind, ist quergestreifte Muskulatur notwendig. Im allgemeinen liegt die Grenze zwischen der quergestreiften und der glatten Muskulatur

des Darmrohres am Hinterende des Kiemendarmes. Doch ist dies kein fester Punkt, und bei den Fischen auf der einen Seite und bei den Säugern andererseits kann sich die quergestreifte Visceralmuskulatur bis in den Oesophagus erstrecken. Bei den höheren Vertebraten ist der Pharynx in seiner Größe und Bedeutung reduziert, doch ist die quergestreifte Kiemendarmmuskulatur auch hier stets vorhanden; denn ihre einzelnen Abschnitte haben vielfältige Aufgaben, u. a. als Gesichts- und Kiefermuskulatur und selbst als ein Teil der Schultermuskulatur, übernommen.

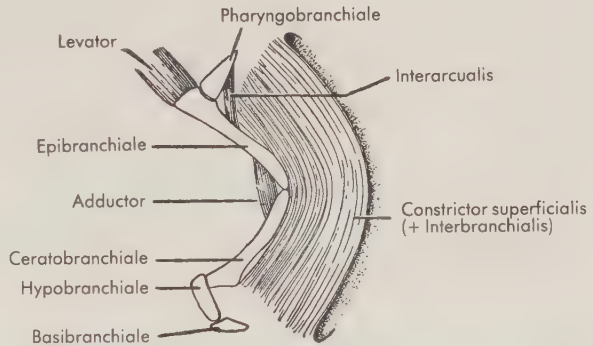
Primär hatte die Branchialmuskulatur die Aufgabe, Wasser durch die Kiemensäcke zu pumpen (s. S. 321) und ersetzte somit die Flimmerhaare im Kiemendarm der niederen Chordaten. Bei den Cyclostomen sind die Kiemenbogenmuskeln gut entwickelt. Sie bilden Muskellagen, welche die Kiementaschen umschnüren, und spezialisierte Muskeln, welche die besonders gestaltete „Zunge“ bewegen. Die Konstruktion der Branchialmuskulatur der Neunaugen ist jedoch ganz unähnlich der anderer Wirbeltiergruppen und soll hier nicht weiter betrachtet werden.

Bei den Haien (Abb. 212 A) zeigt die Branchialmuskulatur ein Muster, das als grundlegend für die Gnathostomen angesehen werden kann. Bei den kieferlosen Vorfahren der Gnathostomen war die Muskulatur des „Mandibular“- und des „Hyoid“-bogens wahrscheinlich ähnlich ausgebildet wie im hinteren Abschnitt des Kiemendarms. Bei den Haien sind die vorderen Kiemenmuskeln bereits für die Bewegung der Kiefer spezialisiert. Wir wollen daher die Geschichte der mit den typischen Kiemenbogen verbundenen Muskulatur von den Haien aufwärts bis zu den höheren Vertebraten verfolgen, bevor wir uns mit der Ausbildung der Muskulatur des Kiefer- und des Hyoidbogens bei den verschiedenen Wirbeltierklassen befassen.

Muskeln der typischen Kiemenbogen und ihre Derivate

Hinter dem Zungenbeinbogen folgen bei den Fischen im typischen Fall fünf Kiemen-spalten mit vier dazwischen gelegenen Kiemenbogen, von denen jeder seine eigene Muskulatur sowie seine eigenen Skeletelemente besitzt. Selbst wenn – bei den

Abb. 211. Kiemenbogen und Kiemenbogenmuskeln eines Haies (Vorderende links). Bei vielen Haien, z. B. beim Gemeinen Dornhai, *Squalus acanthias*, vereinigen sich Muskelfasern der Mm. levatores zu einem M. trapezius und heften sich an der Scapula (statt an den Epibranchialia) an. Die Fasern der oberflächlichen Constrictoren verlaufen dann nicht mit den Faserzügen der Mm. interbranchiales parallel, sondern bilden ein breites V, dessen Spitze nach rostral gerichtet ist.



Tetrapoden – die Kiemen als Wegzeichen verschwunden sind, können die von den verschiedenen Teilen des Branchialsystems abstammenden Muskeln leicht aufgrund ihrer Innervation verfolgt werden. Die Kiemenbogenmuskeln (Abb. 211; 212 A) werden durch eine besondere Reihe von Hirnnerven (Nn. V, VII, IX u. X) versorgt (s. S. 490 f. u. Abb. 397, S. 491). Der Kieferbogen ist das Verbreitungsgebiet des N. V, der Hyoidbogen des N. VII. Der erste typische Branchialbogen (der 3. Kiemenbogen)

wird durch den N. IX innerviert, die folgenden Kiemenbogen von besonderen Zweigen des N. X versorgt (die sich weit auf den Darm fortsetzen).

Obwohl die Kiemenbogenmuskeln häufig ober- und unterhalb der Kiemenöffnungen nicht scharf gegeneinander abgrenzbar sind, besitzt doch jeder typische Kiemenbogen der Haie eine charakteristische Reihe eigener Muskelzüge. Die oberflächlichste Muskelgruppe ist der *M. constrictor superficialis*, eine breite, dünne Schicht, deren Fasern im allgemeinen vertikal im freien Rand der Kiemensepten verlaufen. Oben und unten endigen die Constrictorfasern an einer dorsalen bzw. einer ventralen Faszien-schicht. Tiefere Züge heften sich an den Kiemenbogenelementen an und bilden, mehr oder minder gegen den oberflächlichen Constrictor abgesetzt, die *Mm. interbranchiales*.

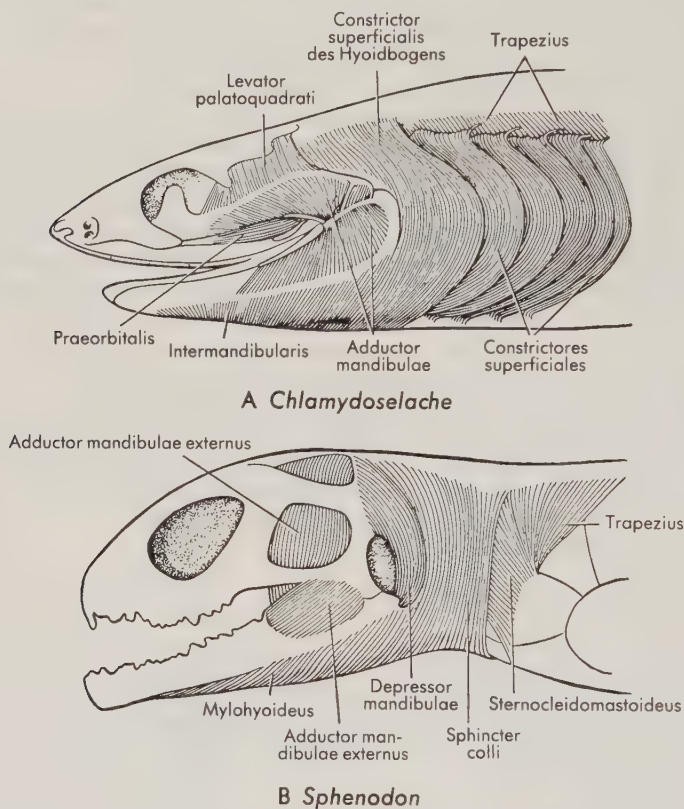


Abb. 212. A Branchialmuskeln eines Haies; B Derivate der Branchialmuskulatur bei einem Reptil (*Sphenodon*) (beide Abb. in der Ansicht von lateral). (A nach ALLIS; B nach ADAMS und FÜRBRINGER)

Außerdem treten noch tiefer gelegene Muskeln auf. Die Bogenadduktoren, *Mm. adductores arcuum viscerales*, verlaufen jeweils vom Epibranchiale zum Ceratobranchiale, die sie gegeneinander zu beugen suchen. Die dorsalen *Mm. interarcuales* haben eine ähnliche Funktion. Sie verbinden Pharyngobranchiale und Epibranchiale desselben oder des Nachbarbogens. An der dorsalen Faszie entspringende Fasern ziehen caudal- und ventralwärts und inserieren an den einander folgenden Kiemenbogen als *Mm. levatores arcuum*. Bei vielen Haien verlaufen jedoch die meisten oder alle dieser Fasern weiter nach hinten und setzen am Schultergürtel an. Sie werden bei den Haien

meist mit dem gleichen Namen bezeichnet, den der davon abgeleitete Muskel bei den Tetrapoden trägt: *M. trapezius* (Abb. 212 A).

Bei den Knochenfischen ist die Ausbildung der Kiemenbogenmuskulatur stärker eingeschränkt. Da hier keine Kiemensepten vorhanden sind, fehlen oberflächliche Constrictoren. Ventrale Züge dieser Muskelschicht können als *Mm. subarcuales* erhalten bleiben. Bei den Teleosteen sind die Levatores verlorengegangen, die Adduktoren und die Interbranchialmuskeln sind reduziert oder fehlen.

Unter den Tetrapoden bleibt bei den kiemenatmenden larvalen Amphibien eine Reihe von Kiemenmuskeln erhalten, die jenen der Knochenfische ähneln. Bei echten Landwirbeltieren sind jedoch die Muskeln, die typische Kiemenbogen bewegen, mit Ausnahme kleiner Muskelzüge des Hyoidapparates und des Larynx verschwunden. Ein auffallender, wenn auch abweichend gestalteter Rest dieser Abteilung der Kiemenbogenmuskulatur ist auch bei den Tetrapoden vorhanden – der *M. trapezius* (Abb. 212 B). Er stammt von den Faserzügen der Levatoren ab, die bei den Haien vielfach oberhalb der Kiemenspalten nach hinten verlaufen und am Schultergürtel ansetzen. Bei Tetrapoden bildet der *M. trapezius* eine dünne Muskelschicht, die vom Hinterhaupt und von der (aponeurotischen) Rückenfaszie entspringt und längs des Vorderrandes des Schultergürtels bzw. der Spina scapulae ansetzt. Ursprünglich heftet er sich an Clavicula und Cleithrum an, doch geht mit der Reduktion dieser Elemente die Insertion zunehmend auf den Vorderrand der Scapula (bzw. der diesem bei den Säugetieren entsprechenden Spina scapulae) über und kann ventral das Sternum erreichen. Vordere und ventrale Züge können sich isolieren und zu selbständigen Muskeln werden (wie der *M. sternomastoideus* und der *M. cleidomastoideus*). Sie vereinigen sich mit der Rückbildung der Clavicula bei vielen Säugern mit Zügen des *M. deltoideus* und bilden einen langen, schlanken Muskel, der sich vom Kopf bis zur Vordergliedmaße erstreckt.

Muskeln des Hyoidbogens

Vermutlich waren bei den ancestralen kieferlosen Fischen die Muskeln des Hyoidbogens der Muskulatur der typischen Kiemenbogen vergleichbar. Bei allen lebenden kieferbesitzenden Wirbeltieren hat sich dieser Bogen, wie wir gesehen haben, stark verändert und seine Muskeln – die aufgrund der Innervation durch den N. VII identifiziert werden können – sind gleichfalls modifiziert. Selbst bei den Haien ist der einzige übriggebliebene Muskel des Bogens der Constrictor superficialis (Abb. 212 A). Dieser Muskel kann bei Fischen verschieden unterteilt sein. Tiefer gelegene Züge verbinden die Hyoidelemente miteinander und mit dem Kiefergelenk. Reste dieser Faserzüge können als winzige Muskelchen in der Hyoid- und in der Ohrregion der Tetrapoden erhalten bleiben. Zwei verschiedene Muskeln erlangen, wie unten erwähnt, als *M. depressor mandibulae* (Sauropsiden) bzw. hinterer Bauch des *M. digastricus* (Säuger) bei den Landwirbeltieren Bedeutung für die Mundöffnung.

Im Gegensatz zu der starken Rückbildung des größten Teils der Hyoidmuskulatur (vor allem bei den Tetrapoden) ist die dorsale Portion der Constrictorschicht des Hyoidbogens stets vorhanden. Bei den Knochenfischen ist der Constrictor kräftig entwickelt, um die Bewegungen des knöchernen Operculums zu kontrollieren, das die Kiemenkammer bedeckt. Bei den Landwirbeltieren breitet sich, mit dem Verlust des Operculums, dieser Muskel am Hals als dünne, im allgemeinen mit der Haut verbundene Muskelschicht aus, *Sphincter colli* (Abb. 212 B). Bei den Säugetieren dehnt er sich in auffälliger Weise aus und bildet die *mimische Muskulatur*. Sie konzentriert sich mit sphinkterartigen Muskelzügen besonders um die Orbita, das äußere Ohr, die Nasen- und die Mundöffnung (Abb. 213).

Die Wirbeltiere haben (wenn wir es einmal so ausdrücken dürfen) anscheinend

keine ernsthaften Versuche unternommen, Mechanismen für die Mundöffnung zu entwickeln (der Mund öffnet sich ja auch so gut wie von selbst), so daß wir bei den verschiedenen Gruppen unterschiedliche Notbehelfe finden. Es wurde früher in diesem Kapitel erwähnt, daß die ventrale axiale Muskulatur längs des Halses nach vorn verläuft und an den ventralen Abschnitten der Kiemenbogen und der Kiefer ansetzt. Bei den Fischen wird die Zugwirkung dieser Muskeln nach rückwärts manchmal für die Kieferöffnung genützt. Bei den meisten Tetrapoden, mit Ausnahme der Säuger, ist ein *M. depressor mandibulae* (Abb. 212 B) hinzugetreten, ein vorderer Zipfel des Hyoidconstrictors, der von der hinteren Schädelseitenwand, hinter dem ehemaligen Spiraculum (nunmehr Trommelfellregion), nach abwärts zieht und am Hinterende des Unterkiefers ansetzt.

Bei den Säugetieren ist, wie wir gesehen haben, der Unterkiefer umgeformt. Die Elemente im Insertionsbereich des *M. depressor mandibulae* sind verlorengegangen und der Muskel mit ihnen. Als Ersatz taucht ein anderer Zug der Hyoidmuskulatur auf, der sich an der Bildung eines neuen Kieferöffners, des *M. digastricus* (Abb. 214 B), beteiligt. Er hat, wie der Name sagt, zwei Bäuche. Der hintere Bauch ist ein Element der Hyoidmuskulatur. Er zieht von der Ohrregion des Schädels abwärts. Der vordere

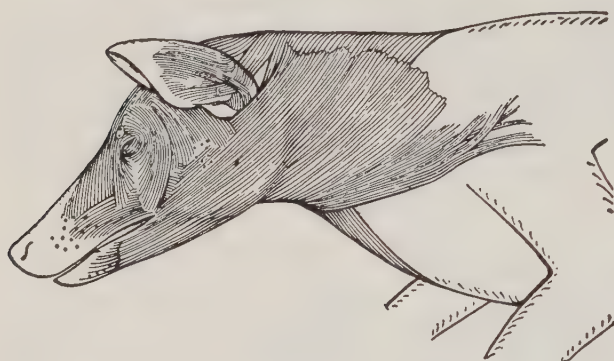


Abb. 213. Facialismuskulatur; Kopf- und Halsregion eines Hundes. (Nach HUBER)

Bauch wird durch Fasern gebildet, die von der eigentlichen Kiefermuskulatur (Muskulatur des Kieferbogens) abstammen. Die beiden Muskelportionen können gegeneinander abgewinkelt sein. Manchmal ist auch die Zwischensehne, die beide Bäuche trennt, makroskopisch kaum erkennbar; sie führen gemeinsam die nicht allzu schwierige Aufgabe der Kieferöffnung durch, an der sich auch die hypobranchiale Muskulatur beteiligt.

Kiefermuskeln

Bei den Gnathostomen wurden die Elemente eines vorderen Kiemenbogens, des Kieferbogens, zu den Grundbauteilen des Kiefers umgewandelt; gleichzeitig erfolgte eine Modifikation der Muskeln dieses Bogens, die durch den N. V innerviert werden (Trigeminusmuskulatur), zur Kiefermuskulatur (Abb. 212; 214), die speziellen Kieferfunktionen dient. Sie besteht bei den Haien aus drei Abteilungen:

- (1) Der Oberkiefer der Haie ist nur lose an den Hirnschädel angeheftet. Die beiden Skeletelemente werden zwischen Auge und Spiraculum durch einen *M. levator palatoquadrati* verbunden, der den Levatoren der typischen Kiemenbogen entspricht.

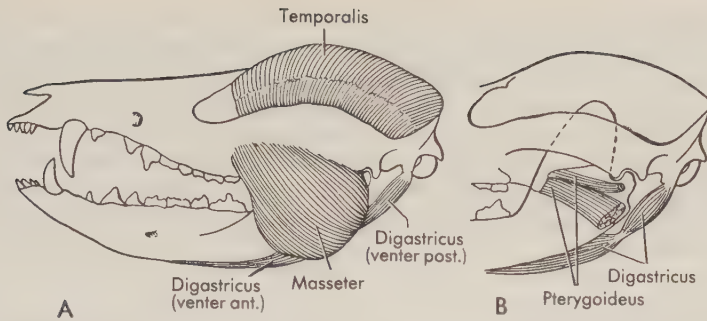


Abb. 214. Kiefermuskulatur des Opossums. A Oberflächliche Schicht; B tiefe Schicht. Der Unterkiefer ist durchsichtig gedacht, um den Ansatz der Pterygoideusmuskeln an seiner Innenfläche zu zeigen.

- (2) Die Hauptmuskelmasse der Kieferregion der Fische bildet der *M. adductor mandibulae*, der (grob) dem Adduktor eines gewöhnlichen Kiemenbogens vergleichbar ist. Allerdings ist der Adductor mandibulae wesentlich größer und stärker, da er den kraftvollen Kieferschluß beim Beißen oder bei den Mahlbewegungen ausführt, die für Nahrungsaufnahme und -verarbeitung von Bedeutung sind. Die Hauptmasse des Kieferadduktors ist in einfacher Weise angeordnet. Sie verläuft zwischen Palatoquadratum und Mandibularknorpel. (Ein spezialisierter *M. praeorbitalis* zieht bei Haien von der Orbitalregion zum Mundwinkel und hilft mit, die Kiefer am Hirnschädel zu verankern.)
- (3) Weniger bedeutend ist ein ventraler *M. intermandibularis*, eine dünne Muskelfaserschicht, die beide Kieferäste verbindet und sowohl Fasern von der Hyoid- als auch von der Kiefermuskulatur enthält.

Bei den höheren Vertebraten sind die erste und die dritte dieser Komponenten von geringer Bedeutung. Der Levator kann als einfacher Muskelzug oder in Form mehrerer Stränge bei Formen persistieren, bei denen die Gaumenstrukturen und der Hirnschädel in gewissem Grade gegeneinander beweglich sind (kinetische Schädel); doch ist er bei den Gruppen, bei denen der Schädel zu einem einheitlichen Ganzen verschmolzen ist – Chimären, Lungenfische, rezente Amphibien, Schildkröten, Krokodile, Säuger –, nur in Spuren erhalten oder fehlt ganz. Die ventrale Schicht, die beide Unterkiefer verbindet, persistiert als *M. mylohyoideus* und kann Material für die Bildung des *M. digastricus* der Säugetiere liefern (s. oben).

Der *M. adductor mandibulae* und seine Derivate bleiben bei allen Gnathostomen erhalten. Bei den Knochenfischen und den Tetrapoden wird die „Wangen“-region, in der dieser Muskel liegt, durch Deckknochen des Schädels überdeckt. Das Ursprungsgebiet des Adductors ist nicht – wie bei den Haien – auf das Palatoquadratum oder die daraus hervorgegangenen Ersatzknochen beschränkt, sondern breitet sich auf die erwähnten Deckknochen des Schädeldaches aus und kann sich (nach aufwärts und einwärts) auch auf den Hirnschädel ausdehnen. Bei den niederen Tetrapoden ist die Adductormuskulatur in drei Hauptteile gegliedert, die durch die Hauptäste des N. trigeminus getrennt werden. Bei vielen Formen ist der Muskel außerordentlich komplex und stark unterteilt – ein Autor hat vor kurzem bei Schlangen und Eidechsen bis zu 12 Anteile unterschieden. Bei den Amnioten gewährt, wie bei der Besprechung des Reptilienschädels dargelegt wurde, die Fensterung des Schädeldaches dem Adductor mandibulae eine größere Entfaltungsmöglichkeit. Bei den Mammalia ist der Adductor mandibulae externus in zwei Teile gegliedert. Der eigentliche *M. temporalis* behält mehr die ursprüngliche Lage des Muskels bei, entspringt in der Schläfengrube an der Schädelseitenwand und setzt am Processus coronoideus der Mandibula an. Ein

zweiter Muskel, der *M. masseter*, liegt mehr oberflächlich. Er kommt vom Jochbogen und inseriert an der Außenfläche des Unterkieferkörpers und des aufsteigenden Astes. Mit seinen Fasern, die in einem beträchtlichen Winkel zu den Faserbündeln des Temporalis verlaufen, zieht er den Kiefer nach vorn und aufwärts. Er ist besonders bei den Nagern kräftig entwickelt, da er hier bei der Gleitbewegung der Unterkiefer nach vorn eine wichtige Rolle spielt. Die kleineren *Mm. pterygoidei* bilden schließlich einen tiefen Teil der Adductormuskulatur. Sie entspringen im typischen Fall in der Pterygoidregion des Gaumens und setzen an der Innenfläche oder am Hinterrand des Unterkiefers an.

Hautmuskulatur

Obwohl bei den Tetrapoden (im Gegensatz zu den Fischen) die Haut verhältnismäßig locker über der Oberfläche der Rumpfmuskeln liegt, sind oft an ihrer Unterseite dünne Muskelschichten oder -züge angeheftet, die von darunter gelegenen Muskeln abstammen und die Haut bewegen. Derartige Hautmuskeln sind bei den Amphibien und bei fast allen Reptilien, mit Ausnahme des vom *M. pectoralis* abstammenden *M. cutaneus pectoris*, wenig entwickelt. Bei Schlangen jedoch ist ein Hautmuskel an jeder der großen Schuppen angeheftet. Er hilft mit, daß die Schuppen zu einer Haltevorrichtung werden können, die ein Rückwärtsgleiten bei der Schlängelbewegung verhindert. Bei den Vögeln sind Hautmuskeln in der Haut der Flügel vorhanden, sie spannen die Haut und richten die Konturfedern auf.



Abb. 215. Hautmuskulatur (*Panniculus carnosus*) eines Maulwurfs. Der vor der Vorderextremität gelegene Anteil stammt von der Facialismuskulatur, der Rumpfabschnitt größtenteils aus dem *M. pectoralis*. (Nach NISHI)

Die größte Entwicklung der Hautmuskulatur erfolgt bei den Säugern. Bei vielen Formen werden nahezu der ganze Rumpf und der Hals in eine kontinuierliche Hautmuskelscheide eingehüllt, den *Panniculus carnosus* (Abb. 215). Das Zucken der Pferdehaut an der Stelle, an der sich eine Fliege niedergelassen hat, läßt Ausbildung und Wirkungsweise dieser Muskelschicht erkennen. Der Rumpfabschnitt des *Panniculus* stammt von der darunterliegenden somatischen (axialen) Muskulatur, größtenteils aus dem *M. pectoralis*. Der Sphincter colli in der Halsregion ist dagegen ein Teil der Visceralmuskulatur (s. S. 287) und wird durch den N. VII innerviert. Bei den Säugern erfährt dieser vordere Teil der Hautmuskulatur eine auffällige Entwicklung.

Elektrische Organe

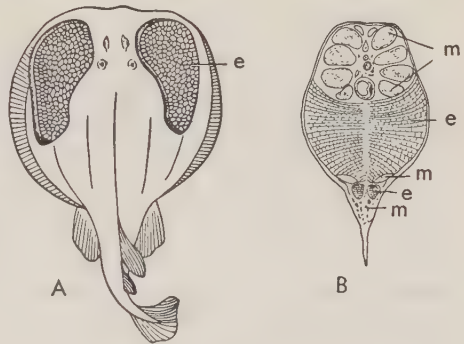
Bei einer begrenzten Zahl von Fischen – Rochen der Gattung *Torpedo* (Zitterrochen) und mehreren tropischen Süßwasserteleosteen, so dem Zitter„aal“ *Gymnotus* und

dem Zitterwels *Malapterurus* – sind besondere elektrische Organe ausgebildet. Sie können eine starke elektrische Entladung hervorrufen, durch die auch der Mensch einen fühlbaren Schlag erhält. Bei mehreren anderen Rochen und Knochenfischen sind schwache elektrische Organe vorhanden, und in einigen Fällen ließ sich nachweisen, daß sie – ähnlich der Radareinrichtung – als Peilinstrument benutzt werden. Die in dem Schwanz dieser Fische gelegenen elektrischen Organe senden elektromagnetische Wellen aus, die ein elektrisches Feld aufbauen. Ein in der Nähe befindliches Objekt stört dieses Feld, was durch besondere Rezeptoren, modifizierte Seitenorgane (s. S.460), „gefühlt“ wird. Solche Organe, wie wir sie bei einer Reihe primitiver Süßwasserteleosteeer Südamerikas und Afrikas (z.B. *Gymnarchus* im Nil) und bei einem Rajiden finden, sind in dunklem oder trübem Wasser besonders nützlich.

Zumindest die meisten dieser elektrischen Organe (Abb. 216) bestehen aus modifiziertem Muskelgewebe. In den Muskelfasern laufen bei der Kontraktion chemische Reaktionen ab, durch die schnell Energie freigesetzt wird. Im vorliegenden Fall wird die Energie für die Erzeugung von Elektrizität statt für die Auslösung von Muskelkontraktionen genutzt.

Die modifizierten Muskelfasern, welche die Elemente der elektrischen Organe bilden, entwickeln sich bei den meisten dieser Fische zu flachen Platten mit einem vielkernigen Plasma, jede von einer Nervenfaser innerviert, und sind in einer Reihe von Säulen angeordnet, vergleichbar den altmodischen Volta-Säulen, die in der Geschichte der Elektrizität berühmt wurden. Diese Säulen bilden im wesentlichen

Abb. 216. Elektrische Organe. A *Torpedo* (Zitterrochen); die Muskulatur der vergrößerten Brustflossen ist zu einem elektrischen Organ (e) umgewandelt. (Die Haut ist abpräpariert, um das elektrische Organ darzustellen.) B Querschnitt durch den Schwanz von *Gymnotus* (Zitteraal, Südamerika); dorsal und ventral liegt typische axiale Muskulatur (m), der größte Teil der hypaxonalen Schwanzmuskulatur ist jedoch zu einem elektrischen Organ (e) umgebildet. (A nach GARTEN; B nach DU BOIS-REYMOND)



eine elektrische Batterie, deren Wirkung durch die positive bzw. negative Ladung an den beiden Oberflächen jeder Platte hervorgerufen wird. Von *Torpedo* sind elektrische Entladungen in einer Stärke von mehr als 200 Volt und 2000 Watt berichtet worden, vom Zitter„aal“ von mehr als 500 Volt.

Obwohl die Struktur der elektrischen Organe bei den verschiedenen elektrischen Fischen sehr ähnlich ist, variieren Lage und Form der Organe beträchtlich. Bei *Torpedo* bilden sie zwei große Säulengruppen, die jederseits des Kopfes in der vergrößerten Brustflosse lokalisiert sind. Das Organ des Zitteraals wird von dem größten Teil der caudalen Muskulatur gebildet. Beim Zitterwels des Nils umschließt das elektrische Gewebe den ganzen Körper unmittelbar unter der Haut; in diesem Falle ist eine Entstehung aus Muskelgewebe nicht gesichert.

10 Coelom

Bei den Wirbeltieren sind wie bei allen höher organisierten Wirbellosen die meisten Organe des Körpers postembryonal nicht in solide Gewebekomplexe eingebettet, sondern liegen, umgeben von einem dünnen Flüssigkeitsfilm, in der (sekundären) Leibeshöhle, im *Coelom*. Die Eingeweide kommen so in eine Position, in der sie sich während ihrer Tätigkeitsphase mehr oder weniger frei bewegen und während des Wachstums am leichtesten in ihrer Größe und Gestalt verändern können. Bevor wir zur Beschreibung der Organe übergehen, die in den verschiedenen Abschnitten des Coeloms eingeschlossen sind, wollen wir hier die Entstehung und Aufgliederung der Leibeshöhle kurz besprechen.

Entwicklung des Coeloms

Das Coelom entsteht im Mesoderm, und seine Wandung ist ein mesodermales Epithel; wir bezeichnen die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle samt der sie unterlagernden dünnen Bindegewebslage als *Peritoneum*. Einige Angaben über die frühe Embryonalentwicklung des Coeloms wurden bereits in Kapitel 5 gemacht. Bei *Branchiostoma* entsteht, wie bei den Echinodermen, das Coelom zumindest teilweise durch die Aufgliederung segmental angeordneter Urdarmdivertikel, die zunächst mit dem Darmlumen kommunizieren (Abb. 78, S. 137; 79). Dieser (wahrscheinlich primitive) Zustand bleibt bei den echten Vertebraten nicht erhalten. Vorübergehend können Hohlräume in den Somiten oder im nephrogenen Gewebe auftreten, doch entwickeln sich bleibende Coelomräume nur in den Seitenplatten des Mesoderms und zeigen keinerlei Anzeichen einer segmentalen Gliederung. Bei Formen, die aus mesolecithalen Eiern hervorgehen, wachsen die Seitenplatten in einem frühen Stadium zwischen Ektoderm und Entoderm lateral- und ventralwärts und berühren sich bald in der ventralen Mittellinie oder kommen einander nahe (Abb. 80, S. 138). Bei großen, dotterreichen Eiern breiten sich die Seitenplatten zunächst auf der Dottermasse seitwärts aus (Abb. 75, S. 133), und erst zu einem verhältnismäßig späten Zeitpunkt treffen sich die beiden Mesodermsschichten auf der Ventralseite. Anfänglich ist jede Seitenplatte eine solide Gewebsschicht. Bald spalten sie sich jedoch in ein inneres und ein äußeres Blatt (*Splanchnopleura* und *Somatopleura*) mit einem dazwischen gelegenen, flüssigkeitsgefüllten Hohlraum, dem embryonalen *Coelom*, das sich jederseits ununterbrochen durch die ganze Länge des Rumpfes erstreckt. Äußere und innere Wand sind (abgesehen von ihren sonstigen Aufgaben) dazu bestimmt, das parietale und das viscerele Blatt des Peritoneums (Abb. 217) zu bilden. Das *Peritoneum parietale* kleidet die Innenfläche des großen, äußeren „Rohres“ des Körpers (die Innenfläche der Leibeswand) aus, das *Peritoneum viscerele* überzieht die Wand des Darmrohres und seiner Derivate.

Wenn die Entwicklung weiter voranschreitet, kommen die Hohlräume der beiden Seiten über und unter dem Verdauungsrohr eng aneinanderzuliegen (Abb. 2 B, D, S. 8;

220 B). Sie werden durch zunächst breite, später sehr dünne Gewebsplatten, die Leibeswand und Darmrohr verbinden, getrennt: *Mesenterium dorsale* und *Mesenterium ventrale*. Das Mesenterium dorsale bleibt später gewöhnlich erhalten, das ventrale Mesenterium verschwindet im allgemeinen im Laufe der Ontogenese für den größten Teil seiner Länge. Kopfwärts dehnt sich jederseits das Coelom – zumindest beim Embryo – ventral bis zum Boden des Kiemendarmes aus (Abb. 218 A), während dorsal die Entwicklung der Kiementaschen eine entsprechende Ausweitung verhindert (Abb. 199, S. 264). Das Coelom ist so gut wie vollkommen von anderen Hohlräumen des Körpers oder von der Außenwelt getrennt. Allerdings öffnen sich die trichterförmigen Ostien der Oviducte in der Leibeshöhle. Bei einigen niederen Vertebraten können einige vordere Nierentubuli das Coelom „anzapfen“; bei den meisten Fischen – ausgenommen die Teleostee – führt hinten ein Paar kleiner Abdominalporen vom Coelom zur Oberfläche.

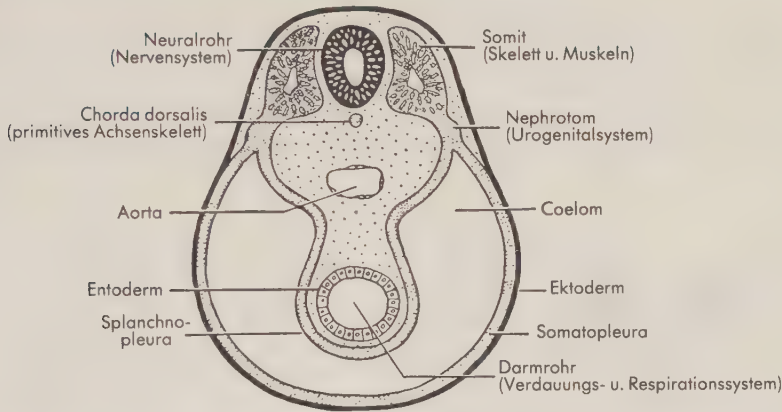


Abb. 217. Schematischer Querschnitt durch einen Wirbeltierembryo. Das Coelom wird von der Somatopleura und der Splanchnopleura umgrenzt. (Aus AREY)

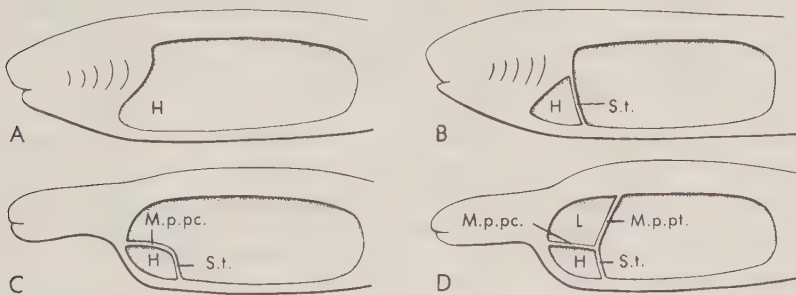


Abb. 218. Entwicklung des Coeloms. Schematische Längsschnitte durch den Wirbeltierkörper. A Primitiver Zustand; das ganze Coelom bildet einen einzigen Hohlraum; B typischer Fischstatus: die Pericardhöhle ist vom allgemeinen Coelom abgetrennt; C typischer Zustand bei Amphibien und Reptilien: die Lungen sind zwar ausgebildet, doch stehen die „Pleura“-räume, die sie aufnehmen, noch mit der allgemeinen Leibeshöhle in Verbindung; D Zustand bei Säugern: durch die Entwicklung eines Diaphragmas wird die Pleurahöhle von der Peritonealhöhle abgeteilt. Abk.: H Herz bzw. Pericardhöhle; L Lungen bzw. Pleurahöhlen; M.p.pc. Membrana pleuropericardica; M.p.pt. Membrana pleuroperitonealis; S.t. Septum transversum.

Das Coelom ist beim jungen Embryo noch verhältnismäßig einfach gestaltet und übersichtlich. In der späteren Ontogenese ist dies nicht mehr der Fall. Die Form der Leibeshöhle wird durch drei Faktoren kompliziert:

- (1) In den Coelomraum wölben sich andere Organe (als die des Verdauungstraktes) vor – Herz, Gonaden, Nieren, Lungen;
- (2) es erfolgt eine Unterteilung in zwei hintereinandergelegene Hohlräume (Abb. 218), in den meisten Fällen in Pericardhöhle und allgemeine Leibeshöhle, die bei Säugern und Vögeln in Pleura- und Peritonealhöhle gegliedert wird;
- (3) es kommt zur Ausgestaltung und Schleifenbildung des Darmes, die zu einer komplizierten Form der Mesenterien führt, und zum Auswachsen der Derivate des Darmrohres: Leber, Pancreas.

Pericardhöhle

Das Herz liegt bei allen Vertebraten im Embryonalcoelom am weitesten kopfwärts und ventralwärts, ursprünglich vor und ventral der Kiemenregion. In einem frühen Entwicklungsstadium bildet sich caudal vom Herzen ein vertikales *Septum transversum*, das die Pericardhöhle vom Rumpfcoelom trennt (Abb. 218 A; 219). Das Septum wird bei den meisten Vertebraten zu einer vollständigen Scheidewand zwischen den beiden Körperhöhlen, doch bleiben bei vielen Fischen, vor allem den Haien und den

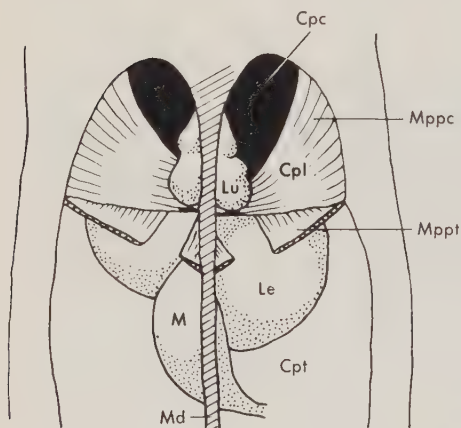


Abb. 219. Schematische Darstellung der Aufgliederung des zunächst einheitlichen Coeloms bei Säugtieren in Pericard-, Pleura- und Peritonealhöhle; Ansicht von dorsal. Abk.: Cpc Cavum pericardii; Cpl Cavum pleurae; Cpt Cavum peritonei; Le Leber; Lu Lunge; M Magen; Md Mesenterium dorsale; Mppc Membrana pleuropericardiacae; Mppt Membrana pleuroperitonealis. (Nach NELSON)

Schleimfischen, kommunizierende Öffnungen bestehen. In das Septum wächst von dorsal die Leber ein. Sie gliedert sich später wieder vom Septum transversum ab, doch bleibt eine mehr oder minder ausgedehnte, in vielen Fällen nur bandartige Verbindung erhalten, *Lig. coronarium hepatis*. Die dorsale Wand der Pericardhöhle wird bei Fischen vom Boden des Kiemendarmes gebildet. Wenn bei den Tetrapoden der Pharynx an Größe abnimmt, besetzen die Lungen das dorsal vom Herzen gelegene Gebiet, und es entwickelt sich eine *Pleuropericardmembran*, die beide Organe trennt (Abb. 218 C).

Allgemeine Leibeshöhle (Pleuroperitonealhöhle)

Nach der Abgliederung der Pericardhöhle bleibt bei den meisten Vertebraten eine einzige große Coelomhöhle übrig, die mit den von ihr umschlossenen Organen den größten Teil des Rumpfes einnimmt. Das ventrale Mesenterium verschwindet, wie

bereits erwähnt, gewöhnlich fast in ganzer Ausdehnung. Bei den Dipnoern und einigen wenigen anderen Fischen bleibt es vollständig, bei den Salamandern zum größten Teil erhalten. Im vorderen Rumpfabschnitt verbindet jedoch ein Teil des

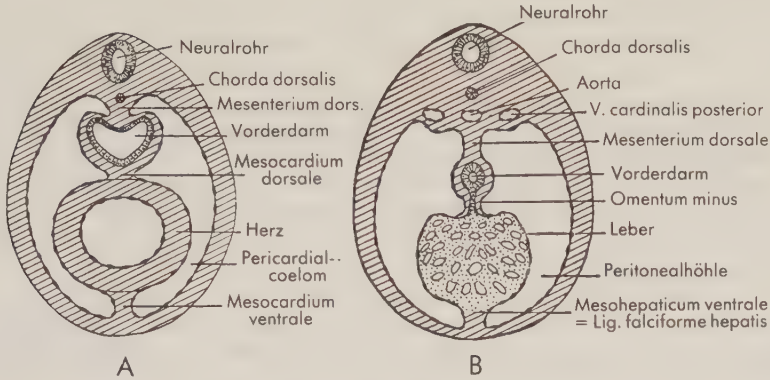


Abb. 220. Schematischer Schnitt durch Herz- bzw. Leberregion eines Amnioten-Embryos zur Illustration der Mesenterialverhältnisse. (Aus AREY, nach PRENTISS)

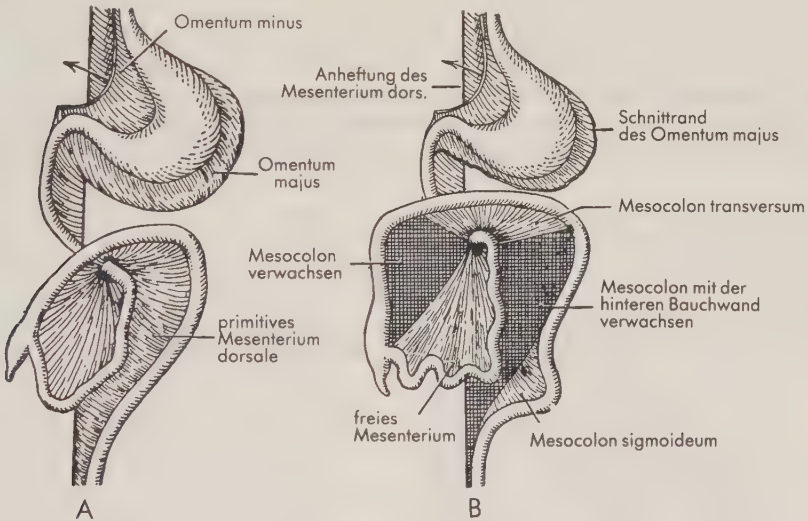


Abb. 221. Schematische Darstellung des Magen-Darmkanals und der Mesenterien bei einem Säuger in der Ansicht von ventral. A Embryo; B im wesentlichen adulten Zustand, Dünndarmschlingen stark vereinfacht. A zeigt die durch die Stellungsänderung des Magens und die Darmdrehung hervorgerufenen Veränderungen der Mesenterien. Sekundär kommt es (B) zur Verwachsung bestimmter Mesenterialabschnitte mit der hinteren Bauchwand. In A ist die Bursa omentalis gering entwickelt; bei vielen Säugern vergrößert sie sich durch starkes Wachstum des Mesogastrium dorsale, das als Omentum majus einen Großteil des Intestinums überdeckt (in B ist das Omentum majus in der Nähe der großen Curvatur des Magens abgetrennt). Das Foramen epiploicum, durch das die Bursa omentalis (korrekterweise müsste man sagen: der Vorraum der Bursa omentalis, der Recessus retroventricularis) auf der rechten Seite unter dem Omentum minus mit der Peritonealhöhle in Verbindung steht, ist durch einen Pfeil markiert. Die Doppelkontur „vor“ (d. h. ventral von) dem Pfeil stellt den Schnitttrand des Omentum minus an der Unterfläche der Leber dar. (Die gleichen Bauteile sind in der Abb. 224 in der Ansicht von lateral dargestellt.) (Aus AREY)

Mesenterium ventrale, das *Omentum minus*, den Magen mit der Leber (morphologisch ventral vom Darm gelegen), und ventral von der Leber kann ein schmaler Rest des Mesenterium ventrale als *Ligamentum falciforme* persistieren (Abb. 220 B). Das Mesenterium dorsale bleibt als zusammenhängende Gekröseplatte bei Säugern und Reptilien mehr oder weniger erhalten, bei Vögeln und Amphibien wird es in Segmente zerlegt, die durch Lücken getrennt sind, und bei Fischen ist es vielfach unterbrochen. Teile des Mesenteriums, die ein Organ mit einem anderen Organ oder Körperabschnitt verbinden, haben oft bestimmte Namen. Hier ist vor allem das *Omentum majus* zu nennen, ein Abschnitt des dorsalen Mesenteriums, Mesogastrium dorsale, in dem sich die Milz entwickelt. Das Mesogastrium dorsale kehrt bei vielen Formen von der großen Curvatur des Magens nicht unmittelbar zur hinteren Bauchwand zurück, sondern wächst vor allem bei den Säugern mehr oder weniger stark aus (daher der Name „großes Netz“). Es begrenzt mit einem ventralen und einem dorsalen Blatt eine taschenförmige Aussackung des rechten Coeloms, die sich dorsal und links vom Magen in das linke Coelom vorwölbt: *Bursa omentalis*. Bei Formen mit quergelagertem, häufig U- oder S-förmigem Magen wächst das Omentum majus caudalwärts aus. Die Bursa omentalis liegt dorsal vom Magen und dehnt sich nach caudal aus. Die beiden Blätter des Omentum majus verkleben allerdings weitgehend miteinander, so daß die Bursa verkleinert wird. Der Zugang zur Bursa omentalis erfolgt von rechts, am unteren Rand des ventralen Gekröses, des Omentum minus. Bei Teleosteen und Tetrapoden führt die Schlingenbildung des Darmes zu einer komplizierten Faltung der angehefteten Mesenterien (Abb. 221; 224).

Organe, die in der hinteren Leibeswand liegen, können sich in das Coelom vorwölben. Die Gonaden, die aus den Genitalleisten hervorgehen, haben einen Peritonealüberzug und können ein eigenes Mesenterium – ein *Mesorchium* bzw. *Mesovarium* – besitzen. Auch der Oviduct, der als Abfaltung des Coelomepithels in der Genitalleiste entsteht, kann ein eigenes Gekröse, eine *Mesosalpinx*, aufweisen.

Pleuraräume

Bei einigen wenigen Knochenfischen und bei den Landwirbeltieren drängen sich die Lungen zwischen Herz und dorsaler Leibeswand, jederseits des Oesophagus, nach hinten in die Leibeshöhle vor. Sie besitzen bei Lungenfischen und niederen Tetrapoden eigene Mesenterien, *Lungenligamente* (Abb. 222), die durch Rezeßbildungen aus

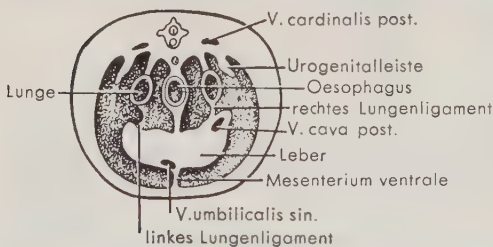


Abb. 222. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf einer Eidechse in Höhe der Lungen, Blick von caudal. Zwischen den Lungenligamenten und dem Oesophagus liegen die Recessus pneumatoenterici. Das linke Lungenligament ist gering entwickelt, unter dem rechten Lungenligament zieht die V. cava posterior aus dem Bereich der V. cardinalis posterior zur Leber (s. S. 422). (Nach GOODRICH)

den breiten Mesenterium ventrale und Mesenterium dorsale herausmodelliert wurden und somit Nebenmesenterien (Nebengekrösefalten) darstellen. In dem vorderen rechten Lungenligament, das von dorsal an die Leber herantritt (die Leber hat sich von caudal in diesen Abschnitt des Mesenteriums hinein entwickelt), verläuft bei Lungenfischen und Tetrapoden das proximale Segment der V. cava posterior, das aus der Lebervene hervorgegangen ist (s. S. 422). Bei Fischen, Amphibien und vielen Reptilien sind die Pleura, „höhlen“ nur vordere Teile des einheitlichen Pleuroperitonealcoeloms.

Bei einigen Reptilien veröden die embryonal angelegten Recessus pneumatoenterici, welche die Lungen vom Verdauungstrakt sondern, zum großen Teil oder werden überhaupt nicht ausgebildet. Die Lungen verwachsen mehr oder weniger ausgedehnt mit der Leibeswand und mit bestimmten Abschnitten des Magen-Darmkanals. Bei anderen Reptilien (Krokodilen) können jedoch, wie bei Vögeln und Säugetieren, abgeschlossene Pleurahöhlen vorhanden sein, zwischen denen das *Mediastinum* liegt.

Coelom der Vögel und Säugetiere

Bei den Vögeln geht die Entwicklung von ausgedehnten Luftsäcken, die mit der Lunge in Verbindung stehen, mit einer komplizierten Aufteilung der Leibeshöhle einher (Abb. 223). Aus dem ursprünglich einheitlichen Pleuroperitonealcoelom wird – analog zu den Säugern, aber auf andere Weise – jederseits eine Pleurahöhle abgeson-

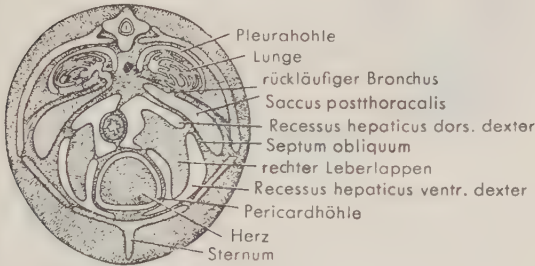
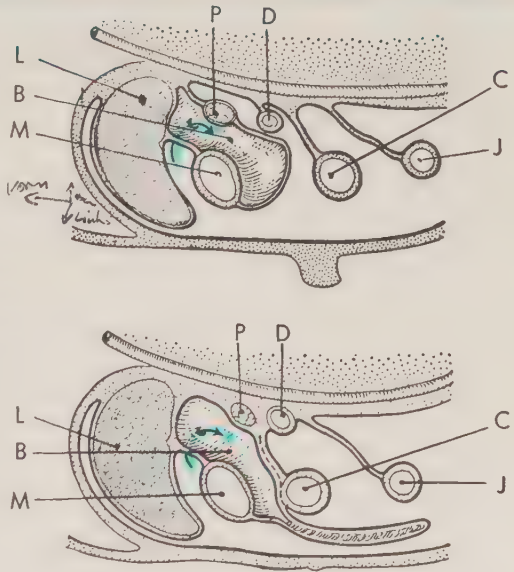


Abb. 223. Schematischer Querschnitt durch den Thorax eines Vogels. Unterteilung des Coeloms. Dargestellt sind das Pericardialcoelom und die vor und hinter der Leber gelegenen Recessus hepatici. Der Hauptabschnitt der Peritonealhöhle, der das Intestinum umgibt, liegt caudal von der Schnittebene und ist so nicht sichtbar. Thoracale Luftsäcke: schraffiert. (Nach GOODRICH)

dert. Die Bauchhöhle wird in paarige ventrale und dorsale Abteilungen gegliedert, welche die Bauchorgane umgeben. Zwischen die Pleurahöhlen und die Coelomabschnitte der Bauchhöhle schieben sich die Luftsäcke ein.

Bei den Säugern sind keine Luftsäcke vorhanden, jedoch ist die Gliederung des Coeloms nicht weniger kompliziert. Die *Bursa omentalis* wird im allgemeinen als große und nahezu geschlossene Tasche ausgebildet (Abb. 221; 224). Das Omentum

Abb. 224. Schnitt durch die Oberbauchregion eines Säugerembryos (*Homo*, 2 Monate) und eines adulten Säugers (Ansicht von links, vorderes Körperende links). Entwicklung des Omentum majus und der Bursa omentalis. Beim Embryo (oberes Bild) ist die Bursa klein, der Zugang (Foramen epiploicum) durch einen Pfeil markiert. Im adulten Stadium (unteres Bild) ist bei vielen Säugern das Mesogastrium dorsale zu einer langen Mesenterialduplikatur ausgewachsen, dem Omentum majus. Im distalen Teil sind die beiden Blätter des großen Netzes miteinander verklebt. Das Mesocolon transversum ist mit dem hinteren Blatt des Omentum majus, das Mesenterium des Duodenums mit der hinteren Wand der Leibeshöhle verwachsen. Abk.: B Bursa omentalis; C Colon transversum; D Duodenum; J Jejunum; L Leber; M Magen; P Pancreas. (Ventralansicht dieser Region s. Abb. 221.) (Nach AREY)



majus deckt sich ventral davon als große Schürze über die Baueingeweide. Wie bei den Vögeln und einigen Reptilien sind die Lungen in abgesonderte Pleurahöhlen eingeschlossen. Die Unterteilung der Pleuroperitonealhöhle in Brust- und Bauchhöhle erfolgt durch das *Diaphragma* (Zwerchfell, Abb. 218 D, S. 293; 219; 225). Den ventralen Hauptteil dieser kompliziert aufgebauten Platte bildet das Septum transversum, das Pericard- und Peritonealhöhle scheidet. Dorsal vom Septum transversum wachsen jederseits aus der seitlichen und hinteren Rumpfwand Falten aus, *Membranae pleuroperitoneales*, die sich mit dem Septum transversum vereinigen. Vom Mesenterium dorsale ausgehende Faltenbildungen schließen die Lücke, die medial von den

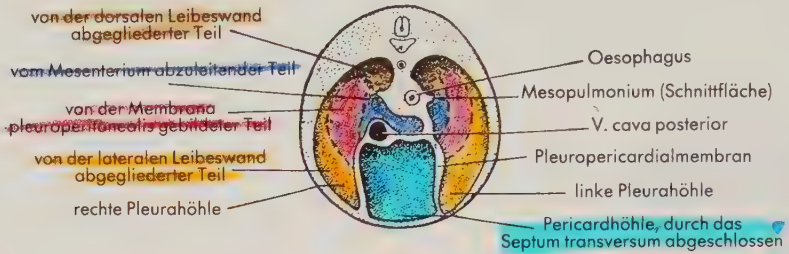


Abb. 225. Diaphragma eines Säugerembryos in der Ansicht von cranial. Die aus verschiedenen Quellen stammenden Anteile des Zwerchfells sind durch unterbrochene Linien abgegrenzt. Herz und Lungen sind entfernt, damit der Boden der Pericard- und der Pleurahöhle sichtbar wird. In diesem Stadium dehnt sich das Pericardialcoelom noch bis zur ventralen Brustwand aus, während es später durch die Vergrößerung der Pleurahöhlen von der Brustwand abgedrängt wird. (Nach BROMANN, GOODRICH)

Pleuroperitonealfalten noch bestehen bleibt, während die seitliche Randzone des Zwerchfells durch Material gebildet wird, das sich von der Brustwand abgliedert (Abb. 225).

So entsteht eine solide Scheidewand zwischen Pleura- und Peritonealhöhle, in die axiale Muskulatur aus dem Cervicalbereich einwandert. Durch die Kontraktion der Zwerchfellmuskulatur wird der zentrale, sehnige Anteil des Diaphragmas (*Centrum tendineum*) caudalwärts gezogen und der Brustraum vergrößert. Das Zwerchfell ist zu einem wichtigen Atemmuskel geworden.

11 Mund · Kiemendarm (Pharynx) und Respirationsorgane

Der Verdauungstrakt mit seinen verschiedenen Derivaten und Anhangsorganen nimmt infolge seiner Größe und Masse im Körper einen beträchtlichen Raum ein und beeinflusst in erheblichem Maße dessen Organisation. Im vorliegenden Kapitel wollen wir die Mund- und die Kiemendarmregion betrachten, gewissermaßen die „einführenden“ Abschnitte dieses Organsystems, die für die Ernährung – abgesehen von der Nahrungsaufnahme – eine geringere Rolle spielen, dafür aber als Entstehungsort der Respirationsorgane und als Bildungsstätte wichtiger Drüsen von besonderer Bedeutung sind.

Mundhöhle

Beim Menschen (und allgemein bei den Säugetieren) erscheint die Mundhöhle als wohldefinierter Körperabschnitt mit festen, übereinstimmenden Kennzeichen – wie dem Besitz von Lippen, Zahnreihen, Zunge und Speicheldrüsen. Ein Blick generell auf die Vertebraten zeigt jedoch, daß diese scheinbaren Charakteristika in weitem Maße variieren. Jedes der vertrauten Merkmale kann in der einen oder anderen Gruppe fehlen. Abgesehen davon, daß die Mundhöhle den Anfangsabschnitt des Verdauungsrohres darstellt, der zum Kiemendarm führt, und aus einer Einsenkung des Ektoderms, der Mundbucht, hervorgeht, können wir wenige, für alle Wirbeltiere gültige Feststellungen treffen.

Der Urdarm der Vertebraten, das Archenteron, wird schon seit langer Zeit mit dem Verdauungsraum adulter Coelenteraten und zahlreicher einfacher Evertebraten gleichgesetzt; dieser Hohlraum besitzt nur eine einzige Öffnung, die bei den Wirbeltieren dem embryonalen Blastoporus und dem adulten Anus weitgehend vergleichbar ist. Bei den höher organisierten Evertebratenstämmen entwickelt sich jedoch am entgegengesetzten Ende des Darmes eine Mundöffnung als progressives Merkmal. Die ontogenetischen Befunde lassen vermuten, daß sich bei den Vertebraten der Ablauf der Evolution in ähnlicher Weise vollzogen hat. Beim Embryo endet das Archenteron an seinem Vorderende, im Bereich des künftigen Kiemendarmes, zunächst blind (Abb. 226 A; 268, S. 337). Vor diesem Gebiet ist das Kopfende ventralwärts abgebogen und legt sich der dotterreichen ventralen Rumpfaregion oder dem Dottersack an. An seiner Unterseite entsteht eine grubenförmige Einsenkung des Ektoderms, die *Mundbucht* oder das *Stomodaeum*. Es bildet die primitive Mundhöhle, die zunächst durch eine Membran (Rachenmembran) von dem angrenzenden Kiemendarm getrennt wird. Später reißt die Rachenmembran ein. Primäre Mundhöhle und Kiemendarm gehen ineinander über, und der Darmkanal hat so eine vordere Öffnung erhalten. Das Epithel der beiden erwähnten Regionen verschmilzt miteinander. Die

Grenze des ektodermalen (epidermalen) und des entodermalen Anteils läßt sich in späteren Stadien nur schwer oder überhaupt nicht mehr feststellen. **Grob gesagt ist der Kiemendarm mit entodermalem Epithel ausgekleidet, das Mundepithel dagegen im wesentlichen ektodermaler Herkunft und eine Fortsetzung der Epidermis.**

Die Ausdehnung der Mundhöhle ist bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen sehr variabel (Abb. 226 B). A priori möchte man erwarten, daß die Mundhöhle des adulten Tieres im allgemeinen bei allen Wirbeltiergruppen das gleiche stomodäale Gebiet einschließt. Doch ist dies keineswegs der Fall.

Im Dach der embryonalen Stomodäalregion sind stets zwei deutliche Grenzmarken vorhanden. Nahe dem äußeren Ende dieses Trichters, unter dem großen Vorderhirn, liegt die **embryonale Nasenregion** – ein Paar epidermaler Verdickungen oder Gruben bei der Mehrzahl der Wirbeltiere, eine einzige Grube bei den Cyclostomen. Weiter hinten folgt im Dach eine mediane Vertiefung, die **Hypophysentasche** (Rathkesche Tasche), von der aus sich die Adenohypophyse entwickelt. Bei den meisten Sarcopte-

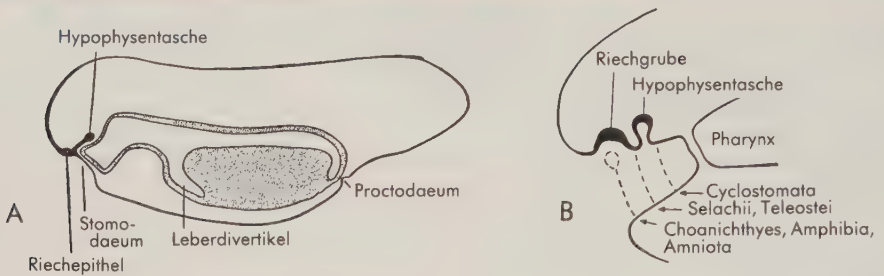


Abb. 226. A Schematischer Längsschnitt durch eine Amphibienlarve (etwa gleiches Stadium wie in Abb. 83 E, S. 141), der die Ausdehnung des entodermalen Darmrohres (punktiert) und seine Beziehungen zu den Bildungen der Mundregion zeigt; B rostrale Ausdehnung der Mundhöhle bei verschiedenen Wirbeltiergruppen (gestrichelte Linie). (Siehe Text)

rygiern und bei allen Tetrapoden bilden die Elemente des Kieferapparates unter den Riechsäcken eine quere Brücke, so daß sowohl äußere als auch innere Öffnungen vorhanden sind, und die Hypophysentasche liegt weit hinter der inneren Nasenöffnung. Die Mundhöhle ist bei diesen Formen ausgedehnt. Bei Strahlflossern und Selachiern liegen die Nasenschläuche jedoch außerhalb (dorsal) des Kieferapparates. Die Mundhöhle umfaßt daher bei diesen Gruppen einen kleineren Bereich. Noch

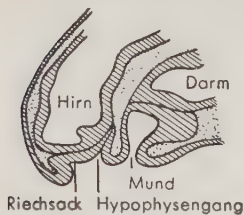


Abb. 227. Schnitt durch den Kopf von Ammocetes (Petromyzon-larve). In diesem Stadium liegen Riechsack und Hypophysengang noch auf der Ventralseite des Kopfes (vgl. Abb. 253, S. 323).

stärker eingeschränkt ist die Ausdehnung der Mundhöhle des ganz eigentümlich gestalteten Cyclostomenmundes. Die Embryonalentwicklung zeigt, daß er nur dem hinteren Abschnitt der Mundhöhle der höheren Vertebraten entspricht. Bei den larvalen Cyclostomen (Abb. 227) treten eine Riechgrube (von den allerfrühesten Embryonalstadien abgesehen stets unpaar) und eine Hypophysentasche in der stomodäalen Einsenkung auf, die den entsprechenden Bildungen anderer Vertebraten einigermaßen vergleichbar sind. Im Laufe der Ontogenese führt jedoch ein differentes

Wachstum in diesem Bereich zu einer Verlagerung des Riechsäckchens und der Hypophysenanlage (beide stehen in enger Verbindung) nach vorn und aufwärts auf die Außenfläche des Kopfes (wie bei *Myxine*, Abb. 17, S. 48, oder beim Neunauge, Abb. 253, S. 323). Sie gelangen in eine Position hoch auf der Dorsalfläche des Kopfes, die weit entfernt von der Mundöffnung des adulten Tieres ist. Der größte Teil der Außenfläche der Kopfregion wird so beim Neunauge von Ektoderm bedeckt, das bei Gnathostomen innerhalb der Mundhöhle liegt.

Bei den meisten Vertebraten werden die Mundränder von den *Lippen*, weichen, beweglichen Hautfalten, gebildet. Bei den Cyclostomen ist die Mundöffnung rund (wie der Gruppenname ausdrückt); ihre Ränder tragen bei den Schleimfischen sensible Tentakel, und bei den Neunaugen bilden sie ein wirksames Saugrohr, mit dessen Hilfe sich das Tier an seiner Beute festsaugt (Abb. 253, S. 323). Bei vielen Knochenfischen sind an den Mundrändern Geschmacksknospen tragende Barteln vorhanden. Bei den kieferbesitzenden Fischen, bei Amphibien und Reptilien sind die Lippen kleine und unwichtige Hautfalten, und bei Vögeln, Schildkröten (und wenigen Säugern) sind sie zu einem Schnabel umgewandelt, der funktionell ein rückgebildetes oder fehlendes Gebiß ersetzt. Bei den Säugern sind die Lippen dagegen im allgemeinen hoch

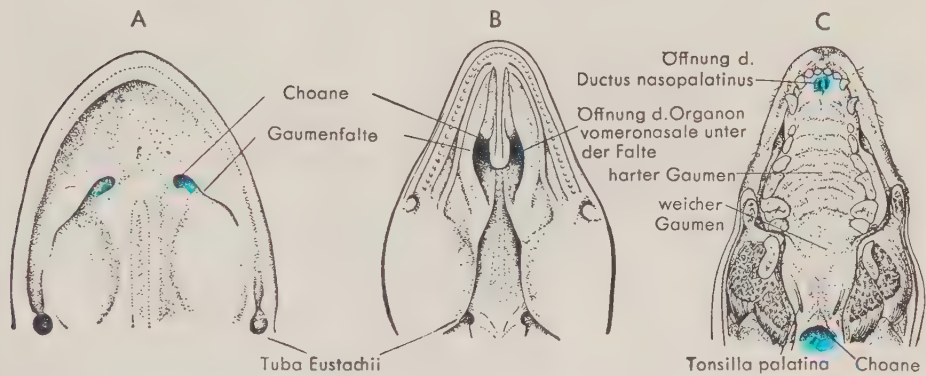


Abb. 228. Mundhöhlendach bei A einem Schwanzlurch, B einer Eidechse und C einem Säuger (Hund). Beachte die unterschiedliche Position der Choanen.

entwickelt. Sie sind durch tiefe Spalten von den Kiefernändern getrennt und durch die Einlagerung von mimischer Muskulatur beweglich gestaltet. Die Mundspalte liegt bei den Säugern ein gutes Stück vor dem Kiefergelenk, und so wird eine hautbedeckte Wangenregion geschaffen. Sie kann bei bestimmten Formen (wie den Altweltaffen oder bei Nagern) zu *Backentaschen* ausgeweitet sein, in denen die eingesammelte Nahrung vorübergehend aufbewahrt werden kann.

Im Munddach – *Gaumen* (Palatum) – der typischen Crossopterygier und Tetrapoden entwickeln sich die paarigen *Choanen*, die inneren Nasenöffnungen. Bei den Amphibien ist das Munddach fast platt. Bei den Reptilien ist es jedoch gewölbt, so daß die Passage der Luft von den inneren Nasenöffnungen nach dem Pharynx und den Lungen erleichtert wird. Bei Krokodilen und Säugern (Abb. 180, S. 241; 190 C, S. 251; 228 C; 229) wird der Luftweg von der Mundhöhle durch den sekundären Gaumen abgeschlossen, der bei der Besprechung des Schädels bereits erwähnt wurde; dieser harte Gaumen setzt sich bei den Säugern nach hinten in eine dicke, muskulös-sehnige Platte fort, den „*weichen Gaumen*“ (Abb. 228 C; 229). Das *Organon vomeronasale* (S. 445) kann bei einigen Reptilien unabhängig von den Choanen in die Mundhöhle

ausmünden, bei den Säugern tritt der Ductus nasopalatinus durch das Foramen incisivum (im Bereich der primären Choane).

Die Gaumenschleimhaut wird – wie die Mundschleimhaut ganz allgemein – gewöhnlich durch ein mehrschichtiges Plattenepithel begrenzt. Bei den rezenten Amphibien ist die Mundhöhle durch ein Flimmerepithel ausgekleidet. Die reich vaskularisierte Schleimhaut dient als wichtiges Atmungsorgan. Bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sind häufig palatinale Zähne vorhanden. Bei den Säugern sind oft verhornte Querleisten am Gaumen ausgebildet, die als eine Art Reibeplatte bei der Zerkleinerung der Nahrung mitwirken. Bei den zahnlosen Bartenwalen (Mysticeti) haben sie sich zu langen parallelen Platten aus „Wal“bein oder Fischbein entwickelt, den *Barten*, die in die Mundhöhle hineinhängen. Die Fransen an ihrem Rand sammeln kleine Meerestiere auf, den Krill, der von der Zunge in den Schlund befördert wird und die Nahrung dieser riesigen Säuger bildet.

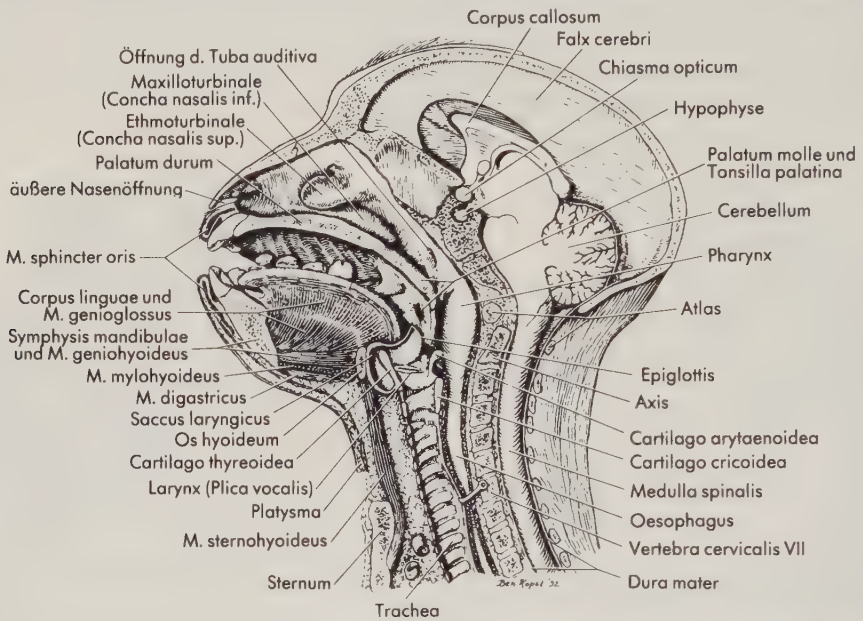


Abb. 229. Medianschnitt durch den Kopf und die Halsregion eines Rhesusaffen (*Macaca mulatta*). (Nach GEIST)

Bei den Fischen schiebt sich das ventrale Ende der Kiemenbogen mit der dazugehörigen Muskulatur nach vorn unter und zwischen die Unterkiefer in den Mundboden. Bei den Neunaugen bilden Derivate dieser Bauteile eine ausstoßbare „Zunge“, die mit „Hornzähnen“ bewehrt ist, mit denen diese Tiere das Fleisch ihrer Beuteobjekte abraspeln. Diese sogenannte Zunge ist jedoch augenscheinlich nicht einer echten Zunge homolog, die auch bei den Fischen im allgemeinen nur gering ausgebildet ist. Die echte Zunge ist im wesentlichen eine Bildung der Tetrapoden. Sie ermöglicht, daß die Nahrung trotz der Abwesenheit des Wassers entsprechend „behandelt“ werden kann. Die Reduktion der Kiemenfunktion setzt die terrestrisch lebenden Wirbeltiere in die Lage, die Kiemenbogen und ihre Muskulatur diesem neuen Verwendungszweck zuzuführen. Die Zungenmuskulatur stammt, wie erwähnt, vom hypobranchialen System, und die Zunge ist an ihrer Basis durch modifizierte Kiemenbogenelemente – den Hyoidapparat – verankert.

Die Zunge kann bei den Tetrapoden recht variabel gestaltet und in verschiedener

Richtung spezialisiert sein. Bei den Säugetieren sind die Geschmacksknospen vornehmlich auf der Zunge lokalisiert. Verhornte Fadenpapillen wirken als Reibe und helfen beim Zerkleinern der Nahrung. Der Mensch benötigt die Zunge beim Sprechen. Bei Hunden und anderen Carnivoren mit gering entwickelten „Schweiß“-drüsen spielt sie eine wichtige Rolle bei der Wärmeabgabe (Hecheln des Hundes). Während einige Anuren zungenlos sind, kann bei den gewöhnlichen Fröschen und Kröten die vorn, nicht hinten, angeheftete Zunge herausgeschneit werden und mit ihrer klebrigen Spitze Insekten aufpicken. Das Chamäleon besitzt eine vergleichbare Einrichtung. Bei den Spechten und mehreren termitenfressenden Säugern ist die Zunge stark verlängert. Die Mechanismen für die Zungenextrusion sind vielfältig. In den Fällen, in denen die Zunge blitzartig herausgeschneit wird, spielt die Muskeltätigkeit die entscheidende Rolle. Eine begrenzte Vergrößerung oder Extrusion der Zunge kann jedoch auch durch die Füllung von Blutsinus (Chamäleon) oder eines Lymphsackes (Frösche) bewirkt werden.

Munddrüsen

Abgesehen von einer spezialisierten Drüse bei den Neunaugen, deren Sekret eine Koagulation des Blutes ihrer Beutetiere verhindert, besitzen Fische – mit Ausnahme zahlreicher einzelner Schleimzellen – im allgemeinen kaum Drüsen im Mundbereich. Bei den Landwirbeltieren treten – da das Wasser als Medium fehlt – *Speicheldrüsen* auf, die bei der Durchfeuchtung und beim Schlucken der Nahrung mithelfen, indem sie den Speichel absondern. Er stellt bei den Amphibien eine schleimige, mucinhaltige Flüssigkeit dar, während von den Reptilien ab auch Munddrüsen auftreten, die ein wäßriges, eiweißreiches Sekret liefern. Bei Amphibien, Reptilien und Vögeln sind die Speicheldrüsen im allgemeinen klein, wenn auch manchmal zahlreich. Bei den Amphibien ist jedoch generell eine große mediane *Glandula intermaxillaris* im vorderen Teil des Gaumens vorhanden. Viele Schlangen und die Krustenechsen (die einzige Gattung giftiger Eidechsen) besitzen besondere Munddrüsen, die ein giftiges Sekret bilden, das über eine Rinne oder einen Gang in dem benachbarten Giftzahn in das Fleisch der Beute gelangt (der Einsatz der Giftzähne zum Zwecke der Verteidigung ist sekundär). Bei den Säugern sind die Speicheldrüsen hoch entwickelt, wobei besonders die *Glandulae parotis, submaxillaris* (= *submandibularis*) und *sublingualis* hervortreten. Zum größten Teil fehlen dem Speichel chemisch aktive Stoffe. Bei vielen Säugern (einschließlich des Menschen), bei vielen Vögeln und selbst bei einigen wenigen Anuren kann der Speichel Enzyme enthalten.

Gebiß

Die Zähne sind zwar modifizierte Teile des Hautskelets, doch mögen sie an dieser Stelle besprochen werden, da sie in der Mundhöhle liegen. Sie sind bei niederen Chordaten sowie rezenten und fossilen kieferlosen Wirbeltieren unbekannt, obgleich die Cyclostomen wie auch die larvalen Anuren funktionell vergleichbare Hornstrukturen besitzen. Mit der Ausbildung von Kiefern – so scheint es – entwickelten sich aus den Dentikeln der an den Mundrändern gelegenen Deckknochen gleichzeitig Zähne als spezielle Werkzeuge zum Beißen und Kauen. Die erweiterten Ernährungsmöglichkeiten, die sich durch diese neue Erfindung eröffneten, haben den Weg für den Aufstieg der gnathostomen Wirbeltiere zu ihrer gegenwärtigen Höhe freigemacht.

Bau, Befestigung und Anordnung der Zähne

In ihrer einfachsten Form, die wir bei vielen Fischen und Reptilien sowie im vorderen Bereich der Säugerzahnreihe finden, besitzen die Zähne eine konische Gestalt (Abb. 230). Häufig treten jedoch komplizierte Zahnformen auf, vor allem Zähne, deren Oberfläche mehr oder weniger verbreitert ist und eine *Krone* für das Kauen oder Zerkleinern bildet. Im Inneren des Zahnes liegt eine *Pulpahöhle*, die Bindegewebe, Blutgefäße und Nerven enthält. An der Basis können eine oder mehrere *Wurzeln* vorhanden sein, durch die der Zahn fest in den Kiefer eingepflanzt wird. Bei den

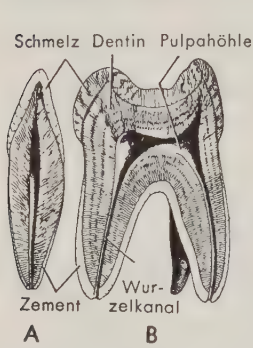


Abb. 230. Schnitt durch A einen Schneidezahn und B einen Backenzahn (Molaren) eines Säugers. (Nach WEBER)



Abb. 231. A Thecodonte, B pleurodonte und C acrodonte Zahnbefestigung im Unterkiefer von Reptilien. (Schematische Schnittbilder)

Bei Säugetieren liegt dem Dentin im Wurzelbereich ein knochenähnliches Material, das *Zement*, auf, in dem sich die kollagenen Faserbündel der Wurzelhaut, die *Sharpeyschen Fasern*, verankern.²¹

Bei den Haien, denen knöcherne Kiefer fehlen, sind die Zähne durch faserige Gewebe an den knorpeligen Kiefern befestigt. Eine faserige Fixierung der Zähne ist gleichfalls charakteristisch für die Schlangen und einige Eidechsen. Ferner kann eine ligamentöse Befestigung der Zähne bei Teleostern gefunden werden. Bei den Säugetieren und einigen niederen Vertebraten sind die Zähne in Knochenhöhlen eingelassen: *thecodonte* Befestigung (Abb. 231). Im allgemeinen ist die „Höhle“ jedoch nur seicht, und die Zähne werden durch ein zementähnliches Material mit den Kieferknochen verbunden. Bei einigen Formen (so bei *Sphenodon* und den meisten Teleostern)

²¹ Die Beschreibung der Zahnhartsubstanzen gilt für Säugetiere. Bei niederen Vertebraten bestehen erhebliche Variationen im Feinbau der Zähne.

sitzen die Zähne der Knochenoberfläche auf: *acrodonter* Typ. Bei vielen Eidechsen und Schlangen finden wir eine *pleurodonte* Befestigung (Abb. 231), bei der die Zähne mit einer Seite an die Oberfläche der Kieferknochen angeheftet sind.

Der wichtigste Bestandteil des Gebisses der Wirbeltiere ist die Randreihe der Zähne am Rande eines jeden Ober- bzw. Unterkiefers. Solche Randzähne sind zumindest bei einigen Vertretern jeder Klasse der kieferbesitzenden Wirbeltiere vorhanden. Die Zähne sind jedoch nicht auf die Kiefern timer beschränkt. **Zähne oder Dentikel können an jeder Stelle aus dem Ektoderm²² entstehen.** Da das Epithel der Mundhöhle vom Ektoderm stammt, ist es nicht weiter erstaunlich, daß (ausgenommen bei Vögeln und Säugetieren) Zähne an den Deckknochen des Gaumens auftreten (s. Abb. 166 B, S. 226; 169 B, S. 231; 170 B, S. 232) und an den Innenflächen der Unterkiefer der Knochenfische und ausgestorbener Amphibien gefunden werden können. Bei den Actinopterygiern können sich sogar *pharyngeale Zähne* im Kiemendarm entwickeln, in den bei diesen Gruppen das Ektoderm vorzudringen scheint. (Da nach neueren Untersuchungen Schmelzorgane auch im Bereich des Entoderms auftreten können, scheint diese Schlußfolgerung allerdings nicht mehr zwingend.)

Es ist seit langem bekannt, daß Zähne und Plakoidschuppen in der Haut der Haie (s. Abb. 111, S. 174; 236 A, S. 310), die vom Ektoderm und der unterliegenden Dermis abstammen, im wesentlichen ähnliche Bildungen darstellen und wahrscheinlich homolog sind. Es wurde einst geglaubt, daß die Zähne direkt aus isolierten Plakoidschuppen (Dentikeln) hervorgegangen seien, die längs der Mundränder lagen. Unsere derzeitigen Vorstellungen vom Bau und von der Struktur der primitiven Fische, die ein knöchernes Skelet besaßen, erfordern eine Modifikation dieser Annahme. Die Plakoidschuppen der Haie scheinen, wie wir gesehen haben, oberflächliche Höcker auf den Hautknochenplatten ancestraler Fische zu repräsentieren; außer der Basalplatte sind die restlichen Schichten dieser Knochen gewissermaßen während des Ablaufs des Evolutionsgeschehens abge„schmolzen“ worden. Zähne, so glauben wir, stellen in ähnlicher Weise solche dermalen Höcker dar, die an der Oberfläche von an den Kiefern timer lokalisierten Knochenplatten liegen. Wir betrachten somit Zähne und Plakoidschuppen weiterhin als homolog; denn sie gehen – wenngleich sie nicht voneinander abstammen – beide auf einen gemeinsamen Ahnen zurück, auf oberflächliche „Ornamente“ auf den Deckknochenplatten ancestraler Wirbeltiere.

Zahnentwicklung und Zahnersatz

Embryologisch gehen die Schmelzbildungszellen unmittelbar aus dem Ektoderm (möglicherweise auch aus dem Entoderm) hervor. Das Bildungsmaterial für die restlichen Gewebskomponenten stammt aus dem Mesektoderm (Neuralleiste). Die erste Andeutung der Zahnentwicklung in der Ontogenese besteht in einem Einsprossen des Epithels der Mundhöhle in das unterlagernde Mesenchym. Im Bereich der späteren Randzahnreihe vereinigen sich die zunächst getrennten Epithelproliferationen zu einer geschlossenen Epithelleiste längs der Kiefer, der *Zahnleiste*, von der die einzelnen *Schmelzorgane* gebildet werden (Abb. 232). Wenn – wie dies gewöhnlich der Fall ist – mehrere Zahngenerationen entstehen sollen, so wird die in das Mesenchym verlagerte Matrix nicht unmittelbar verwendet, sondern es treten in der Nähe der Zahnleistenkante Vorwölbungen auf, die *Schmelzknospen*, die sich allmählich auf die labiale bzw. buccale Fläche verschieben: *Schmelzorgane*. Sie bilden gewöhnlich eine Hohlform (Schmelzglocke), die Gußform für den entstehenden Zahn. Die innere

²² Zähne außerhalb der Mundregion wurden gefunden beim Sägefisch (*Pristis*) und beim Sägehai (*Pristiophorus*), Elasmobranchiern mit einer schwertartigen Verlängerung der Schnauze, die jederseits eine lange Reihe spitzer, scharfkantiger Zähne trägt.

Epithellage des Schmelzorgans ist das innere Schmelzepithel. Seine Zellen, die **Adamantoblasten**, scheiden im typischen Falle den Zahnschmelz ab, zunächst eine unverkalkte Vorstufe, in die sich dann Kalk einlagert. Um das Schmelzorgan verdichtet sich das Mesenchym zum Zahnsäckchen, in dem von der Schmelzglocke umfaßten Hohlraum zur Zahnpapille. Gegenüber den Adamantoblasten legen sich Mesenchymzellen epithelartig nebeneinander. Sie werden zu den **Odontoblasten**, welche die zunächst unverkalkte Dentinegrundsubstanz, das Prädentin, abscheiden. Im Gegensatz zu den Adamantoblasten, die bei der Resorption des Schmelzorgans verschwinden, bleiben die Odontoblasten erhalten. Sie liegen in der allmählich etwas kleiner werdenden Pulpahöhle, an der Grenze zwischen Pulpa und Prädentin. In die Pulpahöhle treten Nerven und Gefäße ein. Während das Wachstum des Zahnes voranschreitet, arbeitet er sich allmählich an die Oberfläche und bricht schließlich durch. In der Zwischenzeit sind an der Zahnleiste bzw. deren persistierenden Resten eine oder mehrere aufeinanderfolgende Knospenreihen entstanden, sie bilden die Ersatzzahngenerationen.

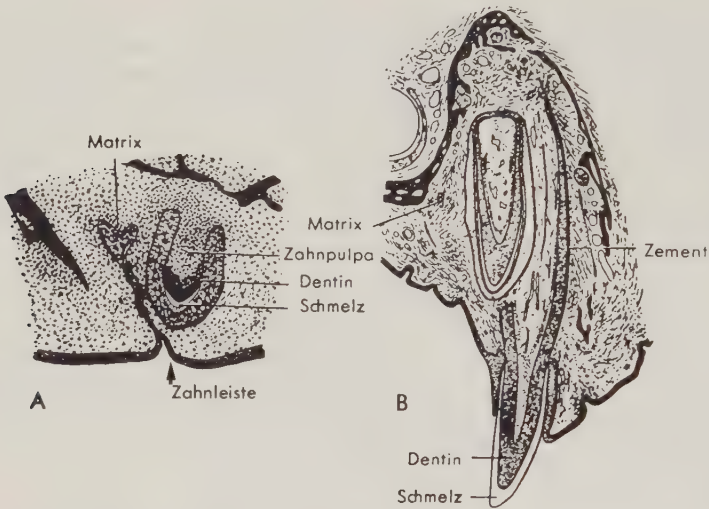


Abb. 232. Zahnentwicklung bei niederen Tetrapoden (Krokodil). Schnitte durch den Oberkiefer. A Embryonale Zahnleiste mit Schmelzorgan, Matrix für die Bildung der Anlage der Ersatzzähne am oberen Ende der Zahnleiste; B adultes Tier: Die Wurzel des funktionierenden Zahnes ist an der Innenseite resorbiert. Die Bildung des Ersatzzahnes ist dort bereits weit fortgeschritten. Eine Matrix für die Entwicklung weiterer Ersatzzahnanlagen bleibt erhalten. (Nach RÖSE)

Bei den Säugetieren findet, wie wir an uns selbst feststellen können, nur ein einmaliger Zahnwechsel statt. Das „Milchgebiß“ (Dentes decidui) wird durch die „Ersatzzähne“ abgelöst, die das „Dauergebiß“ (Dentes permanentes) bilden. Ganz abweichend sind die Verhältnisse bei anderen Wirbeltieren. Bei der großen Mehrzahl der Zähne, den Randzähnen der Fische, Amphibien und Reptilien, erfolgt während des ganzen Lebens ein beständiger Zahnersatz. Zähne werden fortgesetzt von den in das Bindegewebe der Kiefer eingesenkten Zahnanlagen neu gebildet. Sie nehmen an Größe zu, brechen in die Mundhöhle durch, „arbeiten“ und fallen nach einiger Zeit aus, nachdem ihr basaler Abschnitt resorbiert oder die Verbindung mit dem Kieferknochen gelockert wurde. An ihre Stelle tritt jeweils ein Ersatzzahn, der einer neuen „Zahngeneration“ angehört. Über den Ersatz der Zähne auf den Deckknochen des Gaumens und an der Innenseite des Unterkiefers bei vielen Knochenfischen, Amphi-

bien und Reptilien ist wenig bekannt. Die bei verschiedenen Fischen und Reptilien ausgebildeten komplizierten Zahnplatten dürften – wenn überhaupt – nur selten gewechselt werden.

Bei vielen Fischen, Amphibien und Reptilien scheint die Zahnreihe unregelmäßig aufgebaut, indem abgenutzte Zähne, funktionstüchtige Zähne und gerade eben durchgebrochene Zähne in scheinbar zufälliger Folge wechseln (Abb. 233). Tatsächlich verbirgt sich jedoch hinter diesem vermeintlichen Durcheinander eine sinnvolle Ordnung. Der Zahnersatz findet auf eine Weise statt, die eine beständige Funktion des

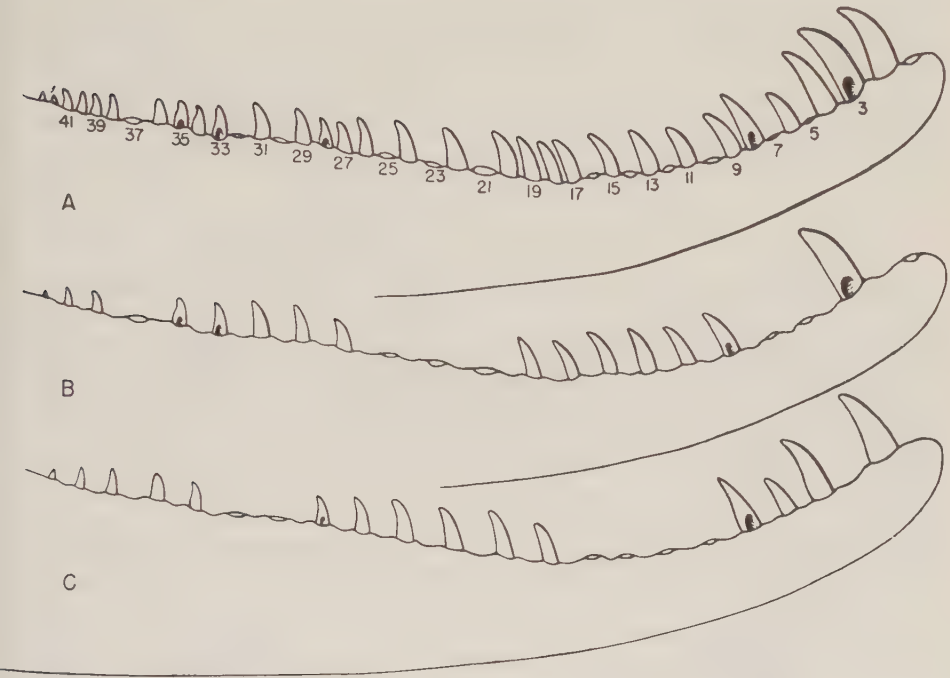


Abb. 233. Innenfläche des Unterkiefers eines primitiven fossilen Reptils (*Ophiacodon*). „Gerade“ und „ungerade“ Zähne werden alternierend ersetzt. Die Lücken in der Zahnreihe scheinen auf den ersten Blick zufällig. Betrachten wir jedoch die Reihe der „geraden“ und der „ungeraden“ Zähne jeweils für sich (wie in Abb. B und C dargestellt), so wird deutlich, daß in jeder Reihe mehrere Wellen des Zahnersatzes in regelmäßigem Wechsel ablaufen. (Einige Zähne – 3, 8, 28, 33, 35 – zeigen Resorptionsstellen an ihrer Wurzel und fallen bald aus.)

Gebisses trotz häufiger Erneuerung der Einzelzähne garantiert. Zähne und Zahnkeime sind in zwei Reihen angeordnet, wobei jeweils die Zähne mit geraden Nummern und die Zähne mit ungeraden Nummern eine Reihe bilden. Zu einem gegebenen Zeitpunkt mögen in einem bestimmten Kieferabschnitt z. B. die „ungeraden“ Zähne in Funktion sein. Zwischen ihnen liegen an den Stellen, welche die „geraden“ Zähne einnehmen sollten, Knochenhöhlen, d. h. Zahnalveolen, in deren Tiefe sich jeweils ein neuer Zahn bildet. In einer späteren Phase beobachten wir, daß nunmehr Zähne mit ungeraden und geraden Nummern, d. h. beide Zahn„generationen“, gleichzeitig tätig sind. Die „ungeraden“ Zähne zeigen jedoch schon Zeichen des Alterns und der Abnutzung. Noch etwas später fallen die Zähne mit den ungeraden Nummern aus, und die Zähne mit den geraden Nummern üben allein die Funktion aus usw. Dieser

geschickte Kunstgriff garantiert, daß zumindest die Hälfte der Zähne eines Kieferabschnitts zu einer gegebenen Zeit funktionstüchtig ist. Der Zahnwechsel vollzieht sich in Wellen, die über die Kieferäste hinweglaufen. So können zur gleichen Zeit in einigen Abschnitten des Kiefers die „geraden“ Zähne, in anderen Kieferbereichen die „ungeraden“ Zähne in Funktion sein.

Dieser Modus des Zahnersatzes scheint durch Wachstumsreize gesteuert, die in aufeinander folgenden Wellen, vorn (mesial) an der Zahnreihe beginnend, über die Zahnleiste (oder, falls eine geschlossene Zahnleiste fehlt, über die entsprechende

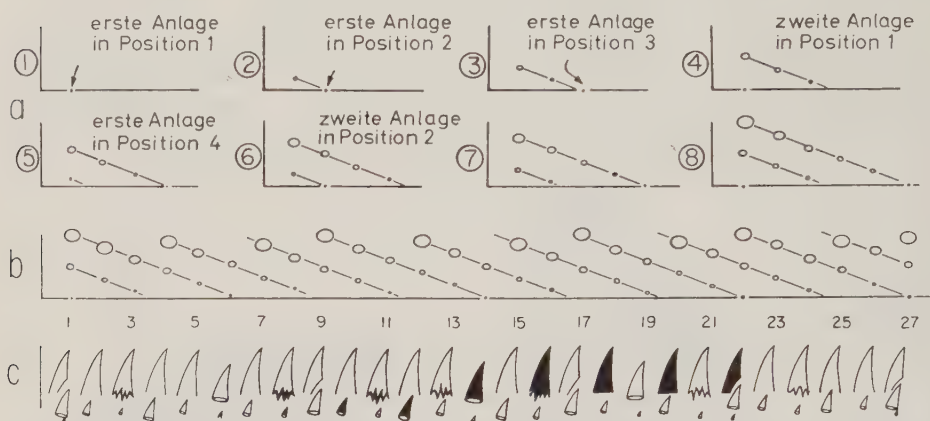


Abb. 234. Zahnersatz bei niederen Vertebraten in schematischer Darstellung (siehe Besprechung im Text). (Nach EDMUND)

Matrix) ablaufen und die Zahnkeime nacheinander treffen. Das alternierende Auftreten von „ungeraden“ und „geraden“ Zähnen ergibt sich aus dem zeitlichen Abstand der aufeinander folgenden Wellen.

Die vorstehend geschilderten Verhältnisse sind in Abb. 234 schematisch dargestellt. In den Reihen a und b bezeichnen die waagerechten Linien die Zahnleiste, an der bei vielen Wirbeltieren die Zahnanlagen der einander folgenden Zahngenerationen entstehen. Die senkrechten Linien geben den Abstand vom Niveau der Zahnanlage zur Kieferoberfläche an. In a 1 soll, so nehmen wir an, ein Impuls die Zahnentwicklung in der am weitesten mesial gelegenen Position 1 angeregt haben, so daß sich eine Zahnanlage (schwarzer Punkt) bildete. In a 2 hat der Impuls die Position 2 erreicht und auch dort eine Zahnanlage entstehen lassen; der Zahnkeim in Position 1 ist etwas größer geworden und hat sich leicht zur Oberfläche der Mundhöhle hin verlagert. Der Reiz wandert gewissermaßen beständig weiter nach hinten (distal) und regt jeweils in den folgenden Positionen den Beginn der Zahnentwicklung an. In a 8 hat der erste Reiz die Entwicklung von insgesamt acht Zähnen ausgelöst, von denen der erste Zahn (großes Oval) nunmehr funktionsfähig ist. Unmittelbar nachdem dieser erste Reiz die Bildung des dritten Zahnkeimes angeregt hat, begann ein zweiter Impuls längs der Zahnleiste zu wirken. Ein dritter Reiz hat gerade in Position 1 die Anlage für einen neuen Zahn, der zur dritten Zahngeneration gehört, entstehen lassen.

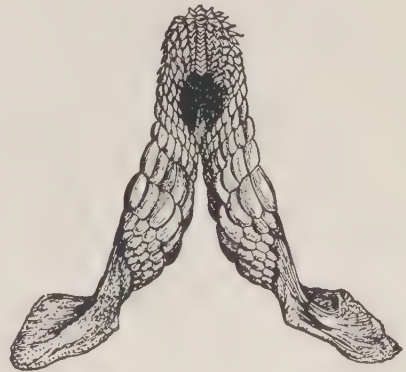
Laufen die weiteren Entwicklungsprozesse in den gleichen zeitlichen Abständen ab, so muß der vollständig bezahnte Kiefer den in Abb. 234 b schematisch, in Abb. 234 c in der Seitenansicht dargestellten Bestand an Zähnen und Zahnkeimen aufweisen. Auf den ersten Blick ist ein scheinbares Durcheinander entstanden, das aus alten abgenutzten, aus voll funktionstüchtigen und aus noch nicht am Biß beteiligten neuen

Zähnen sowie aus Zahnkeimen verschiedener Größe besteht. Tatsächlich liegt jedoch diesem Erscheinungsbild, wie wir gerade gesehen haben, ein einfaches und geordnetes Entstehungsprinzip zugrunde. In Abb. 234 c ist eine Reihe alternierender Zähne schwarz gezeichnet. Die Aufeinanderfolge von schwarzen und weißen, d. h. von „geraden“ und „ungeraden“ Zähnen ist ganz ähnlich der tatsächlichen Folge von Zähnen bzw. Zahnlücken in dem in Abb. 233 dargestellten Unterkiefer. Wäre der zeitliche Abstand zwischen zwei Impulsen so bemessen, daß der zweite Reiz die Entwicklung eines Zahnes der zweiten Generation in Position 1 in dem gleichen Zeitpunkt anregen würde, in dem der erste Reiz die Bildung einer Zahnanlage für einen Zahn der ersten Generation in Position 3 auslöst, dann würden „ungerade“ und „gerade“ Zähne in strenger Folge alternieren. Ist jedoch das Intervall zwischen zwei Reizen etwas größer (wie in obigem Beispiel) oder etwas kleiner, so scheint die Reihenfolge unregelmäßig, obwohl sie im Grunde geordnet ist. Dieses verhältnismäßig einfache System vermag die tatsächlichen Gegebenheiten widerzuspiegeln; jedoch lassen sich die Beobachtungen mit verschiedenen mathematischen Modellen auch anders erklären.

Zähne der niederen Vertebraten

Die niederen Chordaten und die fossilen Ostracodermen, die zumeist Nahrungsstrudler sind oder waren, besitzen ebensowenig Zähne wie die Cyclostomen. Bei allen kiefertragenden Vertebraten sind jedoch – vielleicht mit Ausnahme einiger Placodermen – generell Zähne vorhanden, sofern sie nicht – wie bei den Schildkröten und den „modernen“ Vögeln – sekundär verloren gingen. Die Grundform der Zähne gleicht einem Kegel. Dieser generalisierte Zahntyp ist bei der Mehrzahl der Elasmobranchier vorhanden. Oft sind die Zähne jedoch durch akzessorische Höckerchen modifiziert oder seitlich abgeplattet, so daß sie einer dreiseitigen Pyramide gleichen. Bei einigen Haien und den meisten Rochen und Engelhaien bilden die abgeplatteten, in Reihen dicht gedrängten Zähne wirkungsvolle Zahnpflaster zum „Knacken“ von Molluskschalen (Abb. 235). Bei den Haien (Abb. 236 A) entwickeln sich die Zähne in den

Abb. 235. Unterkiefer eines primitiven rezenten Haies, *Heterodontus philippi* (Cestracion, Philipps Doggenhai, Port Jackson shark des Pazifik). Die Zähne sind im vorderen und hinteren Kieferbereich außerordentlich verschieden gestaltet. Die Glieder einer Zahnfamilie (funktionierender Zahn und Ersatzzähne) sind jeweils in einer Reihe angeordnet, die auf der Innenfläche der Unterkiefer von außen nach innen zieht.



weichen Geweben an den Innenflächen der Kiefer, und im Schnitt oder an einem Trockenpräparat kann man eine ganze Reihe von Vertretern der einander folgenden Zahngenerationen sehen (Abb. 235). Bei den Chimären, die sich ebenfalls vornehmlich von hartschaligen Beutetieren ernähren, ist das Gebiß auf je ein Paar großer Kauplatten in beiden Ober- und Unterkiefern (Abb. 237 A) und ein zusätzliches Paar kleiner Zahnplatten im Oberkieferbereich reduziert. Eine entsprechende Entwicklung hat auch bei den Lungenfischen stattgefunden (Abb. 237 B). Die Randzähne sind

verlorengegangen, und das Gebiß besteht typischerweise aus vier fächerförmigen Zahnplatten. (Dazu kommt im Oberkiefer ein Paar akzessorischer Zahnplatten.) Bei den Actinopterygiern ist die Grundform des Zahnes konisch. Bei den Teleosteen kann ein zementähnliches Material, das Zahn und Kiefer verbindet, einen festen, abgegrenzten „knöchernen“ Sockel bilden (Abb. 236 B). In vielen Fällen werden große „Fang“zähne durch ein aus elastischen Fasern gebildetes „Scharnier“ am Kiefer

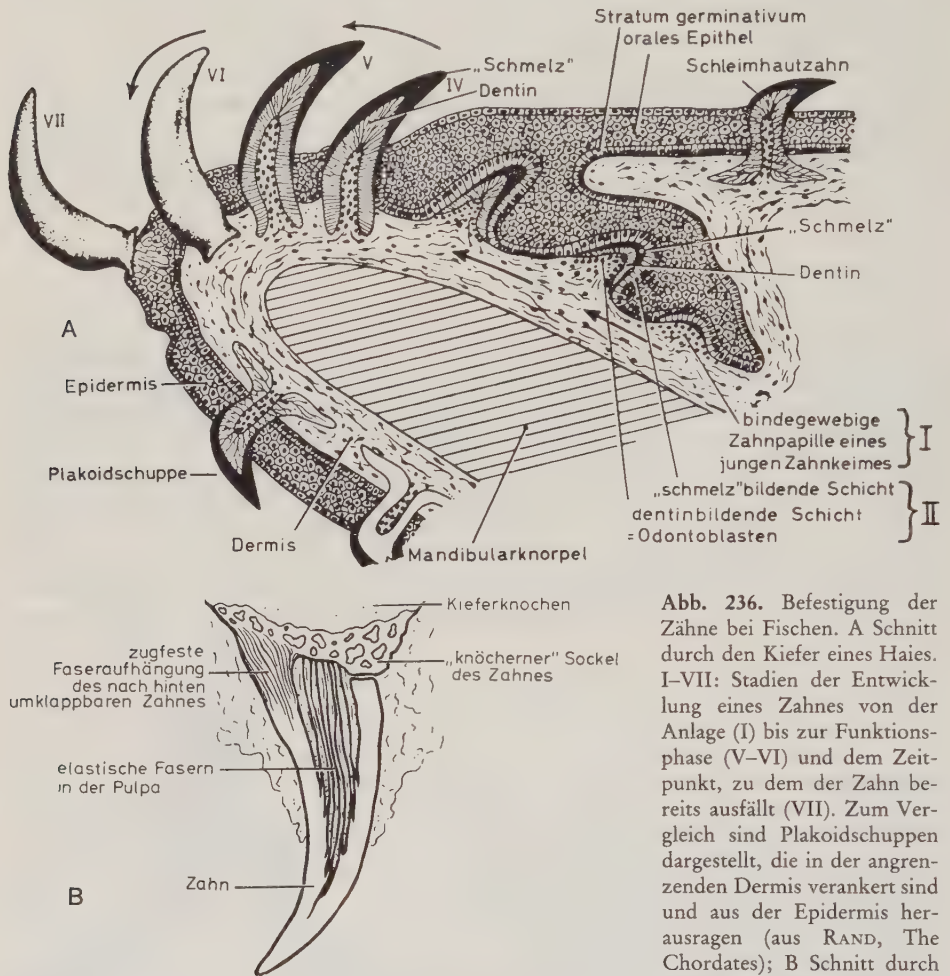


Abb. 236. Befestigung der Zähne bei Fischen. A Schnitt durch den Kiefer eines Haies. I–VII: Stadien der Entwicklung eines Zahnes von der Anlage (I) bis zur Funktionsphase (V–VI) und dem Zeitpunkt, zu dem der Zahn bereits ausfällt (VII). Zum Vergleich sind Plakoidschuppen dargestellt, die in der angrenzenden Dermis verankert sind und aus der Epidermis herausragen (aus RAND, The Chordates); B Schnitt durch einen Zahn, wie er bei vielen

Teleosteen vorkommt. Zähne dieses Typs können in einem faserigen Scharnier mundhöhlenwärts umgelegt werden. (Aus SCOTT and SYMONS, Introduction to Dental Anatomy)

beweglich befestigt. Die Zähne können nach hinten umgeklappt werden und lassen die Beute ungehindert in die Mundhöhle eintreten, während sie einem Zurückweichen, einer Flucht der Beute, entgegenwirken. Bei den höheren Actinopterygiern wird das Maxillare zahnlos. Bei manchen Teleosteen verschwindet die Randzahnreihe vollständig. Die Randzähne werden wirkungsvoll durch Gaumen- und Schlundzähne ersetzt, die oft in großer Zahl vorhanden sind. Die Zähne vieler alttümlicher

Crossopterygier weisen Längsrinnen auf (Abb. 237 C), die durch oft komplizierte Einfaltungen des Schmelzes entstehen. Im Querschnitt zeigen solche Zähne ein Labyrinthmuster (Abb. 237 D). Dieser Typus des Crossopterygierzahnes wiederholt sich bei vielen der ältesten Amphibien. Das Labyrinthmuster ist ein so hervorstechendes Merkmal, daß es den ancestralen Amphibien den Namen Labyrinthodontia eintrug. Bei den rezenten Amphibien, die sich von kleinen Beutetieren und weicher Kost ernähren, sind die Zähne klein, einfach gebaut und fehlen bei einigen Kröten sogar völlig. Merkwürdigerweise sind die Zähne in einer basisnahen Zone gewöhnlich schwach verkalkt.

Die meisten Reptilien besitzen ziemlich einfach gestaltete, kegelförmige Zähne. Palatinale Zähne waren bei den ancestralen Reptilien ausgebildet (Abb. 238 B) und

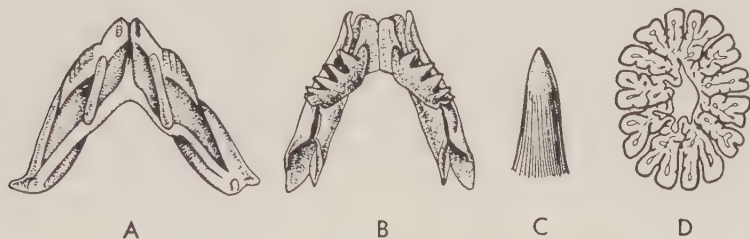


Abb. 237. A Dorsalansicht der Unterkiefer einer Chimäre. Die großen, kompliziert gestalteten, paarigen Zahnplatten bedecken den größten Teil ihrer Oberfläche; B Dorsalansicht der Knochenelemente der Unterkiefer des Lungenfisches *Epiceratodus*. Fächerförmige, paarige Zahnplatten; C Blick auf die geriffelte Außenfläche eines labyrinthodonten Zahnes. Eine solche Zahnform ist für Crossopterygier und ancestrale Tetrapoden charakteristisch; D Schnitt durch einen labyrinthodonten Zahn. Komplizierte Faltung der Schmelzschicht (schwarze Linie). (A nach DEAN; B nach WATSON; C und D nach BYSTROW)

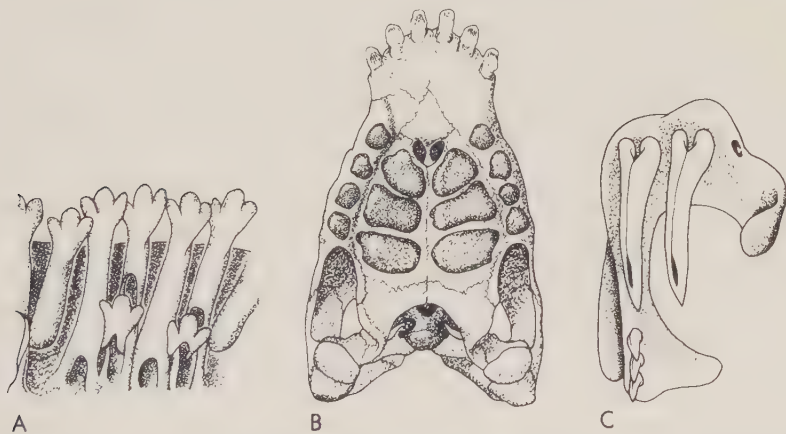


Abb. 238. Zähne verschiedener Reptilien. A Zähne der Eidechse *Amblyrhynchus*. Wie bei vielen herbivoren Eidechsen gleichen die Zähne nicht einfachen „Pfählen“, sondern tragen zahlreiche Höcker; B Oberkiefer eines ausgestorbenen Placodontiers, *Placodus*. Die vorderen Zähne bildeten einen „Muschelrechen“, während die hinteren Zähne zu Zahnplatten umgeformt waren und die harten Molluskenschalen zerbrechen konnten; C Giftzähne einer Königsobra, *Ophiophagus*. Der Giftkanal zieht in nahezu ganzer Länge durch jeden „Fang“zahn, der beim Zubeißen – vergleichbar dem Einstich einer Injektionsnadel – das Gift in die Beute einspritzt. (Nach EDMUND)

sind bei *Sphenodon*, bei Schlangen und Eidechsen erhalten geblieben. Gaumenzähne fehlen dagegen bei den Crocodilia. Die Schildkröten haben ihre Zähne vollständig verloren und ersetzen das Gebiß durch Hornscheiden. Bei den ancestralen Reptilien waren die Zähne im allgemeinen in seichten Vertiefungen der zahntragenden Knochen eingepflanzt, und die Crocodilia weisen eine typische thecodonte Zahnbefestigung auf. Die meisten Eidechsen sind jedoch pleurodont, einige Eidechsen (einschließlich der Chamäleons) zeigen ebenso wie *Sphenodon* den acrodonen Typ der Zahnbefestigung. Bei den Schlangen sind die Zähne nur durch faseriges Bindegewebe angeheftet, bei Giftschlangen können sie durch die Ausbildung von Giftrinnen oder -kanälen zu „Injektionsnadeln“ umgestaltet werden (Abb. 238 C). Der „Urvogel“ *Achaeopteryx* war bezahnt (s. S. 86). **Hornschnabel und Muskelmagen (mit kleinen Steinchen) haben bei den „späteren“ Vögeln funktionell das Gebiß ersetzt.**

Bei den säugerähnlichen Reptilien finden wir die Entwicklungsstadien, die den Weg zum Säugegebiss markieren. Bei den ältesten Mitgliedern dieser Gruppe, bei den Pelycosauriern, sind große, spitze, dolchähnliche Oberkieferzähne ausgebildet, die den Caninen der Säuger vergleichbar sind und die Schneidezähne von der Backenzahnreihe trennen (Abb. 177 A, S. 238). Weitere Stufen in der Evolution des Säugegebisses treten uns bei den verschiedenen Therapsiden entgegen (Abb. 177 B, C).

Gebiß der Säugetiere

Die primitivsten lebenden Säuger, die Monotremen, bilden insofern eine Ausnahme, als sie ihr Gebiß im adulten Zustand völlig verloren haben. Eine Rückbildung oder ein Verlust von Zähnen läßt sich auch bei verschiedenen anderen Säugern, vor allem bei den Ameisenfressern und den Bartenwalen, finden. Im typischen Fall jedoch haben die Säugetiere eine kurze Randzahnreihe in jeder Kieferhälfte, bei der von vorn nach hinten (von mesial nach distal) vier Zahntypen unterschieden werden können (Abb. 239 A). Am weitesten vorn liegen die *Incisivi*, die Schneidezähne, die eine einfache konische oder meißelförmige Gestalt besitzen; dann folgt ein einziger *Caninus*

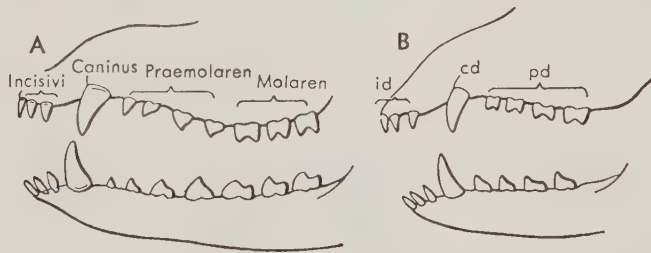


Abb. 239. A Permanentes Gebiß und B Milchgebiss eines generalisierten placentalen Säugers (Ansicht von links). id = Incisivi decidui; cd = Caninus deciduus; pd = Praemolares decidui (= Milchmolaren).

(Eckzahn), ursprünglich lang und spitz. An den Caninus schließt die Reihe der Backenzähne an, bei denen die Oberfläche der Krone zu einer Kaufläche verbreitert ist. Die vorderen Backenzähne sind die *Praemolaren* (Bicuspidati). Die hinteren Backenzähne (oder Mahlzähne), die *Molaren* (Multicuspidati), **unterscheiden sich dadurch, daß sie keine Vorgänger im Milchgebiss haben.** Außerdem sind sie im allgemeinen größer und besitzen eine besser entwickelte Krone als die Praemolaren. Evolutionsstufen dieser Dentition können bei den fossilen Reptilien, die zu den Säugern führen, beobachtet werden. Bei den frühen Säugetieren war die Zahl der Zähne in den verschiedenen Kategorien anscheinend recht variabel und ziemlich hoch.

Die primitiven Placentalia besaßen jedoch in jeder Kieferhälfte drei Incisivi, einen Caninus, vier Prämolaren und drei Molaren.

Für die Bezeichnung der verschiedenen Zähne des Säugergebisses wurde eine einfache „Kurzschrift“ ersonnen, aus der sich Zahntyp und Position ersehen lassen. Durch die Buchstaben I, C, P und M, denen eine Zahl oben oder unten nachgestellt wird, läßt sich jeder Zahn in einer Bezeichnung der Formel des ursprünglichen Placentaliergebisses festlegen: I^1 bezeichnet z. B. den vordersten oberen Incisivus, M_3 den letzten unteren Molaren. Die Zahl der Zähne, die von jedem Typ in der oberen und der unteren Zahnreihe vorhanden sind, kann auch in abgekürzter Form ausgedrückt werden. Die Zahnformel $\frac{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 4 \cdot 3}$ besagt, daß jederseits in Ober- und Unterkiefer die primitive Placentalierformel ausgebildet ist. Die Zahl der Incisivi, Canini, Prämolaren und Molaren ist jeweils durch die einander folgenden Ziffern angegeben. Die Gesamtzahl der Zähne, die im Mund eines solchen Tieres vorhanden sind, beträgt 44. Für das menschliche (Dauer-)Gebiß lautet die Formel: $\frac{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}{2 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 3}$, d. h., der Mensch hat in jeder Hälfte der beiden Kiefer einen Incisivus und zwei Prämolaren verloren; die Zahl der Zähne hat sich somit auf 32 vermindert.

Die Schneidezähne sind bei den meisten Mammalia entwickelt, obgleich z. B. die Ruminantia die oberen Schneidezähne verloren haben (Abb. 240 B). Das Gras wird

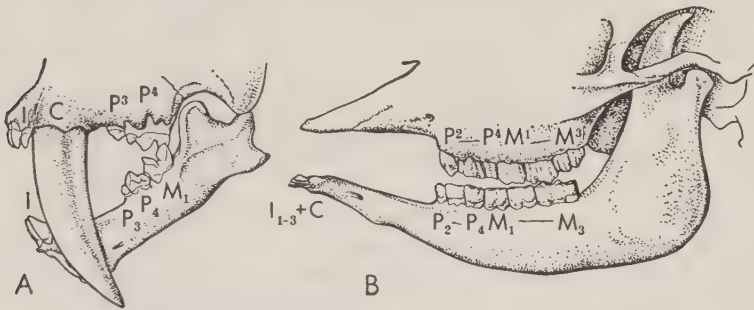


Abb. 240. Spezialisierte Gebisse zweier Säugetiere. A Säbelszahniger (extrem spezialisierter, ausgestorbener Felide); B Rind. Bei den Feliden ist das Gebiß deutlich reduziert. Die Incisivi und der untere Caninus (in der Abb. verdeckt) sind verhältnismäßig klein; der obere Caninus ist lang und spitz, bei einigen ausgestorbenen Feliden ganz exzessiv, bei den rezenten Arten nur wenig größer als der Caninus des Unterkiefers. In der Wangenregion sind Zahl und Größe der Prämolaren und der Molaren reduziert, mit Ausnahme des in besonderem Maße vergrößerten Zahnpaars, das die Brechschere bildet $\frac{P^4}{M_1}$. Bei den Ruminantiern sind die Backenzähne zu einer großen Mahleinrichtung zusammengefaßt und verbreitert. Sie werden im Unterkiefer durch ein Diastema von Schneidezähnen und Eckzahn getrennt, die gegen eine verhornte Platte im Oberkiefer wirken. Die oberen Incisivi fehlen beim Rind, wie bei den Pecora insgesamt; bei den Tylopoda bleibt im permanenten Gebiß der dritte obere Incisivus auch im erwachsenen Zustand erhalten.

von diesen Tieren mit der Zunge ergriffen und von den unteren Incisivi an eine Gegendruckplatte am Gaumen angedrückt und ab„gebissen“. Die Stoßzähne der Elefanten sind stark vergrößerte obere Schneidezähne. Bei den Nagern ist je ein Paar obere und untere Incisivi zu meißelartigen Nagezähnen umgeformt, die an ihrer Wurzel beständig so viel nachwachsen, wie sie an der Schneide abgerieben werden. Ähnliche gesteuerte Wachstumsprozesse der Zähne laufen als Parallelbildungen bei einer Vielzahl anderer Säugetiere ab. Die Caninen treten bei den Carnivoren beson-

ders hervor und erreichen ihr Maximum bei den ausgestorbenen Säbelzahn-„tigern“ (Abb. 240 A); bei den nicht räuberischen Säugern können sie als Abwehrwaffe erhalten bleiben oder bei den Kämpfen der Männchen während der Paarungszeit oder als Imponierorgan ihre Bedeutung erhalten.

Die Backenzähne haben eine unterschiedliche Differenzierung erfahren. Bei den Carnivoren, bei denen die Nahrung wenig gekaut wird, sind sie mehr oder weniger an Zahl und oft an Größe zurückgebildet; bei den meisten terrestrischen Carnivoren ist jedoch jederseits ein einziges Zahnpaar als *Brechscherer* spezialisiert und kräftig ausgebildet (Abb. 240 A). Die Zahnformel lautet $\frac{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 0}{3 \cdot 1 \cdot 2 \cdot 1}$. Bei herbivoren Formen wie den Ungulaten sind dagegen die Backenzähne in der Regel erhalten (ausgenommen ein gelegentlicher Verlust des ersten Prämolaren) und zu einer wirkungsvollen Mahleinrichtung weiter entwickelt. Sie wird von den Schneidezähnen gewöhnlich durch eine Lücke in der Zahnreihe – ein *Diastema* – getrennt. Als Zahnformel ergibt sich für die Pferde $\frac{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$ (bei Stuten fehlen in der Regel die Eckzähne) und für die Rinder $\frac{0 \cdot 0 \cdot 3 \cdot 3}{3 \cdot 1 \cdot 3 \cdot 3}$.

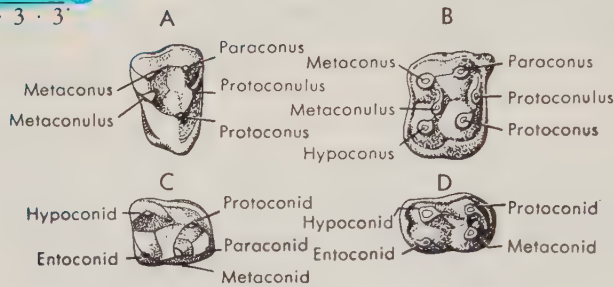


Abb. 241. Molaren placentaler Säuger (alle Zähne sind so orientiert, daß der Außenrand nach oben, der Vorderrand [mesiale Rand] nach rechts gerichtet ist). A Rechter oberer Molar einer primitiven Form; B rechter oberer Molar eines frühen Säugers, dessen Kronenfläche durch das Auftreten eines vierten Haupthöckers, des Hypoconus, distal palatinal „quadratisch“ geworden ist; C linker unterer Molar einer primitiven Form mit fünf Höckern; D linker unterer Molar, dessen Kronenfläche durch den Verlust des Paraconids viereckig wurde.

Die Kronen der Backenzähne der Säuger – besonders der Molaren – entwickeln ein vielfältiges und kompliziertes Muster von Höckern, die für die Diagnose von Verwandtschaftsbeziehungen eine große Rolle spielen und infolgedessen durch Systematiker, Paläontologen und Anthropologen sehr eingehend studiert wurden. Hier seien nur die Grundzüge des Kronenmusters der Molaren dargestellt, das wir bei placentalen Säugern finden (Abb. 241–243). Die Nomenklatur der Höcker ist einfach. Jeder Haupthöcker wird als *Conus* bezeichnet, ein kleiner Höcker als *Conulus*; die Unterkieferelemente haben das Suffix *-id*. Typische Säugermuster und ihre Nomenklatur sind in Abb. 241 abgebildet.

Bei generalisierten Placentaliern trugen die oberen Molaren drei Haupthöcker, einen an der nach innen gerichteten Spitze des Dreieckes: *Protoconus*, zwei an der äußeren Basis: *Para-* und *Metaconus*. Einen solchen Zahn bezeichnet man als *tritubercular*. Vermutlich waren die Unterkiefermolaren ursprünglich ähnlich dreieckig (mit der Basis nach innen und der Spitze außen) und besaßen ein ähnliches Trio von Höckern, das mit entsprechenden Namen bezeichnet wird. Solche Zähne werden jedoch beim Kieferschluß (Okklusion) eher aneinander vorbeigleiten als aufeinander treffen. Der Wirkungsgrad der Backenzähne wurde gesteigert, als sich an der Krone

jedes unteren Molaren ein Anhang, ein *Talonid*, entwickelte, das zwei zusätzliche Höcker, *Hypo-* und *Entoconid*, trägt, und auf das die Spitze des Dreiecks der oberen Molaren paßt (wie in Abb. 242 B dargestellt). Diesen Typus des unteren Molaren, der bereits bei den frühen Placentaliern ausgebildet war, zeigt die Abb. 241 C. Die Entstehungsgeschichte des dreihöckerigen Kronenmusters der Säugetiermolaren aus den einfachen konischen Reptilienzähnen ist allerdings noch ungeklärt und Gegenstand kontroverser Diskussionen. Zwei sehr verbreitete Theorien sind in Abb. 243 illustriert. Beide könnten zutreffen, wobei die eine Deutung für die Oberkiefermolaren, die andere für die Mahlzähne des Unterkiefers gelten mag. Ein weiterer Schritt in der Entwicklung der Molaren, den viele herbivore oder omnivore Säuger unternommen haben, besteht darin, daß obere und untere Mahlzähne zu Rechtecken umgeformt wurden, wie dies in Abb. 241 B dargestellt ist. Diese Umwandlung erfolgte, wie die Abbildung zeigt, bei den Oberkiefermolaren durch die Hinzufügung eines vierten Haupthöckers an der hinteren, inneren Ecke (*Hypoconus*) und bei den Unterkiefermolaren durch den Verlust eines der drei ursprünglichen Haupthöcker; in jedem Fall resultiert ein Zahn mit vier Haupthöckern.

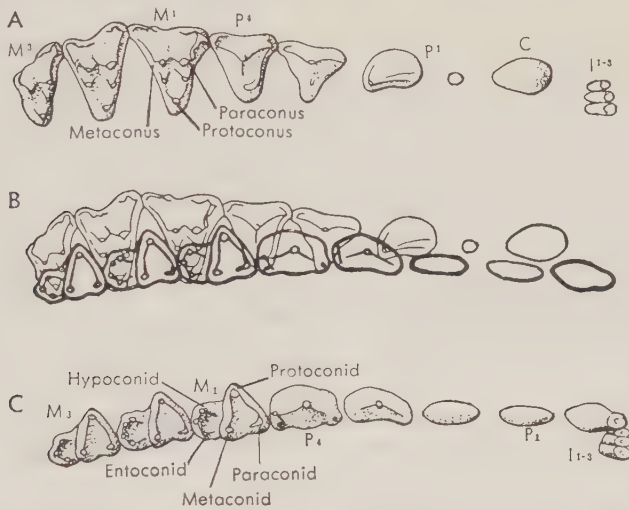


Abb. 242. Gebiß eines primitiven placentalen Säugers (*Didelphodus*, einem Insektenfresser aus dem Eozän). A Kronenfläche der Zähne des rechten Oberkiefers; C Kronenfläche der Zähne des linken Unterkiefers. Dazwischen B Zähne in Okklusionsstellung. Umrisse der Unterkieferzähne (dicke Linien) auf die Ansicht der Kronenfläche der Oberkieferzähne projiziert. (Nach GREGORY)

Die Höcker waren ursprünglich zugespitzt. Diese Form ist jedoch für das Kauen unzureichend. Bei Omnivoren, wie beim Menschen und beim Schwein, runden sie sich zu kleinen „Hügeln“ ab – *bunodonte Typ*. Bei vielen Ungulaten verbinden sich die Höcker miteinander, so daß Leisten entstehen – *lophodonte Typ* –, oder die einzelnen Höcker nehmen eine halbmondförmige Kontur an – *selenodonte Typ* (Abb. 244).

Das Grasfressen bildet für einen Ungulaten ein „ernstes Problem“, denn Gräser sind hart und kieselsäurehaltig. Ein solches Material würde einen niederkronigen Zahn in kurzer Zeit bis auf die Wurzel abschleifen. Aus diesem Grunde finden wir bei diesen Formen (wie etwa bei Pferd, Rind usw.) einen hochkronigen, *hypsodonten*, Zahntypus entwickelt (Abb. 245), der sich deutlich von dem primitiveren *brachyodonten Typ* unterscheidet. Man könnte sich einen hochkronigen Zahn durch eine

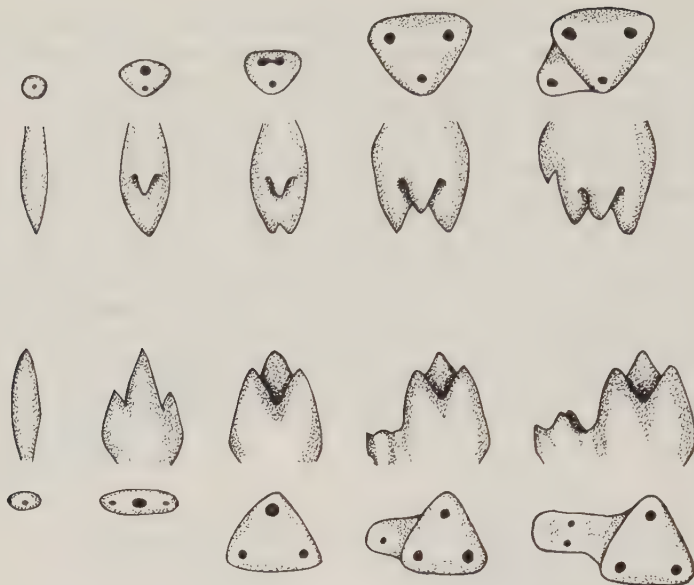


Abb. 243. Entstehung des Kronenmusters der Säugetiermolaren im Schema. Obere und untere Reihe zeigen jeweils die Kauflächen mit den Haupthöckern (schwarze Punkte). Der laterale Rand der Kronenfläche ist oben, der vordere (mesiale) rechts dargestellt. Die beiden Mittelreihen geben die Innenfläche der Zahnkronen wieder, mesialer Rand wiederum rechts. Die Evolutionsstufen folgen einander vom linken Bildrand nach rechts. Bei den Unterkiefermolaren (Reihe 3 und 4) wird nach der COPE-OSBORNSchen Theorie die Spitze des Reptilienzahns zum Protoconid, Paraconid (in der Zeichnung rechts = mesial) und Metaconid (links = distal) treten hinzu, der Zahn wird tritubercular. Schließlich wird ein Talonid mit zwei Höckern distal angefügt, dem Hypoconid und dem Entoconid. Für die Oberkiefermolaren (Reihe 1 und 2) wird die Höckerentwicklung nach der amphiconen Theorie dargestellt. Danach teilt sich das bei Reptilien einheitliche, zugespitzte Ende, Eoconus, in Paraconus und Metaconus. Der Protoconus (unten = palatinal) entsteht als Neubildung, ein dem Talonid der Unterkiefermolaren entsprechender Sockel fehlt oder ist nur schwach ausgebildet.

Verlängerung des aus Dentin gebildeten Zahnkörpers entstanden denken, wobei die Höcker in ihrer ursprünglichen Gestalt auf der Mahlfläche verbleiben würden. Eine solche Entwicklung hat tatsächlich bei einigen frühen fossilen Säugern stattgefunden, doch erwies sich diese Konstruktion im allgemeinen als wenig erfolgreich. Ist nämlich einmal die harte Schmelzoberfläche eines solchen Zahnes abgekaut, so schreitet die

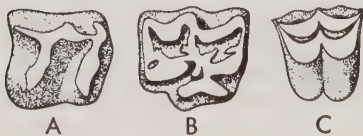
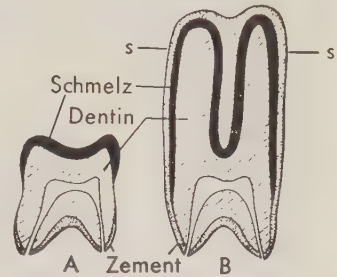


Abb. 244. Kronenfläche der Molaren von A Rhinoceros, B Pferd, C Rind. Darstellung der verschiedenen Muster der Kaufläche. Das abgeschliffene Dentin (weiße Fläche) wird von dem ebenfalls abgeschliffenen, das Dentin nur wenig überragenden Schmelzübergang umrandet (schwarze Linie). Punktiert: Zement an der Seitenfläche

des Zahnes oder nicht abgekauhtes Zement an der Kronenfläche. A Einfacher lophodonte Typ mit einer Außenleiste (Ectoloph), einem vorderen (Protoloph) und einem hinteren Querjoch (Metaloph). Die Entwicklung dieses Musters lässt sich leicht aus einer Verbindung der in Abb. 241 B dargestellten Höcker vermuten. Beim Pferd (B) hat sich ein komplizierter gestaltetes Molarenmuster entwickelt, in dem das primitive lophodonte Muster verdeckt wird. C zeigt das selenodonte Zahnmuster, das für die Ruminantia charakteristisch ist. Jeder der vier Haupthöcker hat eine halbmondförmige Gestalt angenommen.

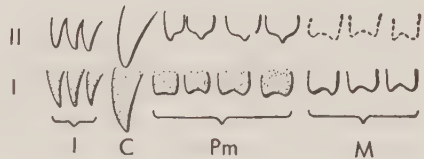
Abtragung im wesentlich weniger harten Dentin schnell voran. Erfolgreiche Formen besitzen hypsodonte Zähne, die nach einem ganz anderen Plan gebaut sind. Jeder Höcker oder jede Leiste der Kronenfläche wächst stark in die Höhe, die schmalen Spitzen werden durch Zement vereinigt, das die ganze Zahnoberfläche überdeckt, während sie noch unter dem Zahnfleisch liegt. Wenn die Abnutzung einsetzt, so trifft sie auf einen widerstandsfähigen Komplex von Schichten aller Zahnhartsubstanzen – Schmelz, Dentin und Zement.

Abb. 245. Entwicklung des hypsodonten Zahnes. A Normaler niedrigkroniger Zahn (s. Abb. 230, S. 304); B hypsodonte Zahn mit säulenförmig verlängerten Höckern und einem vollständigen Zementüberzug. Ist ein solcher Zahn bis zu einer bestimmten Höhe (in der Abb. durch s-s markiert) abgeschliffen, so sind an der Kronenfläche nicht weniger als neun aufeinanderfolgende Schichten vorhanden, die sich in ihren Materialeigenschaften jeweils deutlich unterscheiden.



Bei den Säugetieren ist der Zahnwechsel stark reduziert, es findet nur ein einmaliger Zahnersatz statt. Auch dieser ist unvollständig, denn die Molaren werden nicht ersetzt und gehören zu den bleibenden Zähnen (Abb. 239, S. 312; 246). Die Milchzähne entwickeln sich bei einem typischen Säugetier im wesentlichen in anteroposteriorer Richtung (von mesial nach distal), lediglich die langwurzeligen Canini können etwas später durchtreten. Der Durchbruch der drei Molaren beginnt mit einer zeitlichen Verzögerung nach dem Erscheinen des letzten Milchprämolaren und erfolgt in großen zeitlichen Abständen. In der Zwischenzeit hat, ohne daß die erste Zahngeneration vollständig ausgebildet ist, der Ersatz der vorderen Milchzähne durch die bleibenden Zähne der zweiten Generation begonnen. Die Molaren werden nicht ersetzt, so daß

Abb. 246. Zusammensetzung des „permanenten“ Gebisses eines Säugers. Linke Oberkieferzähne eines generalisierten placentalen Säugers. Ein vollständiger Satz Zähne (von den Incisivi bis zu den Molaren) entsteht als erste Zahngeneration (I). Sie fallen – mit Ausnahme der Molaren – alle aus (punktiert) und werden durch Zähne einer zweiten Zahngeneration (II) ersetzt, die allerdings keine Molaren bildet. Das „permanente“ Gebiß besteht somit aus Teilen zweier Zahngenerationen (s. Abb. 239, S. 312).



das vollständige Gebiß eines adulten Säugetieres aus Vertretern der zweiten Generation (Ersatzzähne) und der ersten Generation (Molaren = Zusatzzähne) besteht. Aus der Zugehörigkeit der Molaren zu der ersten Generation erklärt sich, weshalb der 1. Molar längst seinen Platz einnimmt, ehe ein Milchprämolare ersetzt wird. Der 1. Molar ist beim Menschen der erste bleibende Zahn, der durchtritt. Bei verschiedenen Säugetiergruppen läuft der Zahnersatz stark modifiziert ab (z. B. erfolgt der Wechsel der Backenzähne bei Elefanten und Seekühen horizontal von hinten nach vorn), bei einer Reihe von Formen unterbleibt der Zahnwechsel ganz oder teilweise (z. B. bei den Marsupialia).

Kiemen

Der Pharynx ist bei den höheren Vertebraten ein kurzer und relativ wenig bedeutungsvoller Abschnitt des Verdauungstraktes – ein kleines Verbindungsstück zwischen Mundhöhle und Oesophagus, in dem sich ventral die *Glottis* in den Respirationstrakt öffnet und aus dem dorsal die paarigen *Tubae auditivae* zum Mittelohrraum führen (Abb. 229, S. 302). Bei den Säugern ist der Pharynx lediglich der Ort, wo sich Nahrungs- und Atemweg in nicht ganz glücklicher Weise kreuzen und wo sich lymphatisches Gewebe in Form der *Tonsillen* angereichert hat. Aber sowohl vom

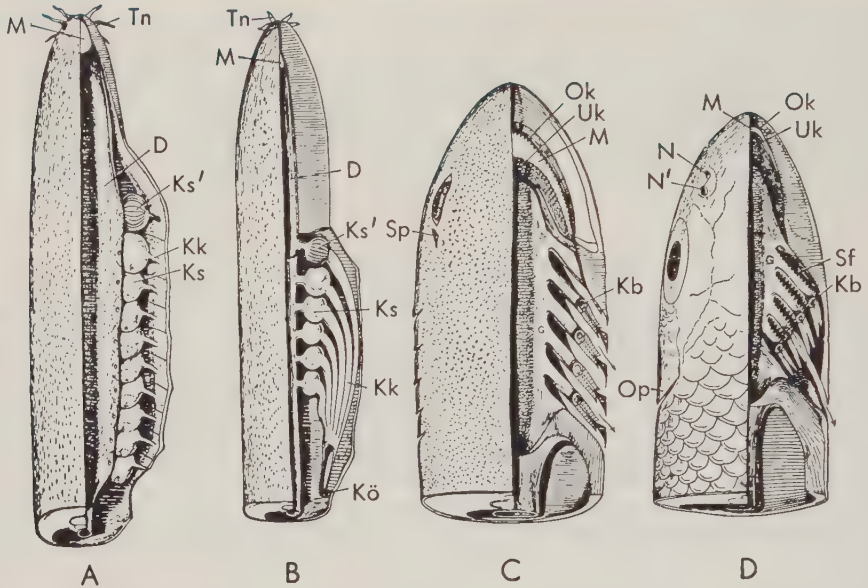


Abb. 247. Anordnung der Kiemen bei verschiedenen Fischen. A *Bdellostoma*; B *Myxine*; C Selachier; D Teleosteer. Auf der rechten Seite ist jeweils ein horizontaler Schnitt durch den Kiemendarm geführt, so daß Anordnung und Gliederung der Kiemen sichtbar werden. Abk.: D Darm; Kb Kiemenbogen; Kk Kiemenkanal; Kö Kiemenöffnung; Ks Kiemensäckchen; Ks' Kiemensäckchen, eröffnet; M Mundhöhle; N, N' vordere und hintere Nasenöffnung; Ok Oberkiefer; Op Operculum; Sf Siebfortsatz; Sp Spiraculum; Tn Tentakel. (Aus DEAN)

phylogenetischen als auch vom ontogenetischen Standpunkt aus ist der Pharynx bzw. Kiemendarm ein Gebiet von äußerster Wichtigkeit. Er ist die Region, in der sich die Kiementaschen entwickelt haben, die zum Ausgangspunkt für den Aufbau der Atmungsorgane bei den niederen Wirbeltierklassen wurden und für die Entwicklungsgeschichte der höheren Gruppen stets ihre Bedeutung behalten, und von der aus die Entwicklung der Lungen ihren Ausgang nahm.

Bei kleinen Tieren mit durchlässiger Haut kann leicht eine genügende Sauerstoffmenge durch Diffusion durch die Haut aufgenommen werden. Bei größeren Formen jedoch, bei denen das Gebiet der Haut für die notwendige Sauerstoffzufuhr nicht ausreicht, und bei Formen mit relativ undurchlässiger Haut sind besondere Atmungsorgane – *Kiemen* (Branchiae) – notwendig. Sie werden bei den Evertebraten auf recht verschiedenem Wege gebildet. Bei den Vertebraten und den nahen Chordatenverwandten treten sie, wie wir gesehen haben, in Form der inneren Kiemen auf; sie bilden Atmungsorgane, die jeweils in der Wand einer Reihe von Spalten oder Taschen

lokalisiert sind, die vom Kiemendarm zur Körperoberfläche führen. Am Entstehungsort dieser Spalten ist der Kiemendarm hoch entwickelt und bildet bei niederen Wirbeltierklassen einen außerordentlich wichtigen Teil des Verdauungsrohres.

Kiemensystem der Haie

Bei den Haien ist das Kiemensystem in charakteristischer Weise ausgeprägt (Abb. 247 C). An jeder Seite des langen Kiemendarmes führt eine Reihe von Öffnungen nach außen zur Körperoberfläche. Vorn liegt im allgemeinen eine kleine und besonders gestaltete paarige Öffnung, das *Spiraculum* (Spritzloch), das später beschrieben werden soll. Dahinter folgen jederseits die typischen *Kiemenspalten*, bei den meisten Haien fünf (in einigen Sonderfällen sechs oder sieben). In diesen Kiemenspalten sind die Respirationsorgane, die *Kiemen*, lokalisiert. Wasser, das durch den Mund zum Kiemendarm gelangte, fließt durch die Kiemenspalten nach außen ab. Auf dieser Wegstrecke findet an der Oberfläche der Kiemen der Gasaustausch statt. Die Bauteile zwischen zwei einander folgenden Öffnungen bezeichnen wir als Kiemebogen²³. Zwischen Mundöffnung und Spritzloch liegt der *Mandibularbogen* (Kieferbogen), zwischen Spiraculum und der ersten typischen Kiemenspalte der *Hyoidbogen* (Zungenbeinbogen). Die hinteren Kiemebögen haben keine besonderen Namen; sie werden im allgemeinen durch Zahlen bezeichnet.

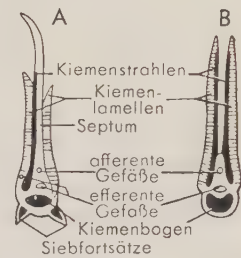


Abb. 248. Horizontalschnitt durch den Kiemebogen A eines Haies, B eines Teleosteers (äußere Oberfläche in der Abb. oben, Kiemendarmwand unten; Knorpel- bzw. Knorpelgewebe schwarz). Das bei den Haien nach lateral vorspringende Kiemenseptum ist bei den Knochenfischen rückgebildet.

Jeder Kiemebogen umfaßt eine Reihe charakteristischer Gebilde (Abb. 248 A). Wir haben früher schon die Skeletelemente – die knorpeligen Kiemenspalten, die Siebfortsätze und die Kiemenstrahlen – besprochen. Hinzu kommen noch Branchialmuskeln, Kiemebogengefäße (S. 408 f.) und für jede Kieme ein besonderer Hirnnerv bzw. Hirnnervenzweig (s. Abb. 396, S. 491; 397). Ein bindegewebiges *Kiemenseptum* (interbranchiales Septum) versteift die Kieme und ragt seitlich darüber hinaus. Es bildet außen eine Hautfalte, welche die nachfolgende Kieme überlappt und schützt. Die Kieme selbst ist eine reich vaskularisierte Bildung, die von einem dünnen Epithel überzogen wird, das in zahlreiche parallele *Kiemenslamellen* gefaltet ist.

Eine Kieme kann an jeder Seite eines Kiemenspaltes entstehen oder – anders ausgedrückt – an jeder Oberfläche eines Kiemebogens ausgebildet sein (Abb. 249 A). In den meisten Fällen trägt ein Kiemebogen an beiden Oberflächen Kiemenslamellen. Wir sprechen dann von einer vollständigen *holobranchen* Kieme (*Holobranchia*).

²³ Der Ausdruck „Kiemebogen“ wird in bezug auf die Kiemenregion in verschiedenem Sinne gebraucht. Wie in Kapitel 7 erwähnt, kann er die Reihen der Knorpelspangen bezeichnen, die das Skelet jedes Kiemensegments bilden. Der Begriff wird gelegentlich auch angewandt, um die arteriellen Blutgefäße – Arterienbogen – zu beschreiben, Kiemebogenarterien, die in jedem Kiemensegment verlaufen (s. Kap. 14). In diesem Kapitel gebrauchen wir den Terminus „Kiemebogen“ in einem umfassenden Sinne, um die Gesamtheit der zwischen zwei Kiemenspalten gelegenen Bauteile zu bezeichnen.

Seltener kann bei Fischen nur an einer Fläche des Kiemensbogens eine Kieme entwickelt sein, *Hemibranchia*. Hinter der letzten Kiemenspalte ist gewöhnlich keine Kiemensbogenarterie vorhanden, und infolgedessen fehlen an der hinteren Wandfläche der letzten Spalte die Kiemenlamellen fast immer. Es sind somit vier holobranchie Kiemen vorhanden. An der Hinterseite des Spiraculums fehlt eine Kiemenbildung, der dahinter gelegene Hyoidbogen ist daher hemibranch.

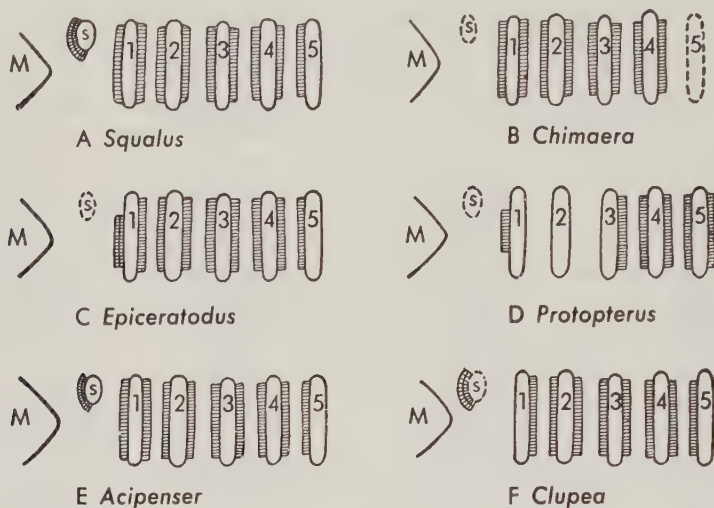


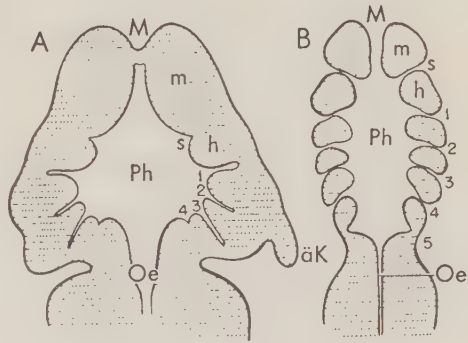
Abb. 249. Schematische Darstellung der Anordnung der Kiemen bei A einem Hai, B einer Chimäre, C dem australischen Lungenfisch, D dem afrikanischen Lungenfisch, E einem Stör, F einem Knochenfisch (Hering). Die unterbrochenen Linien umgrenzen geschlossene Kiemenspalten. Die schraffierten Felder, die an die Kiemenspalten anschließen, bezeichnen die mit Kiemenlamellen überkleideten Areale. Die Ausbildung von Kiemenlamellen an der Hinterfläche der fünften Kiemenspalte ist eine Besonderheit von *Protopterus* (und *Lepidosiren*). Abk.: M Mundöffnung; S Spiraculum; postspiraculäre Kiemenspalten numeriert.

Das *Spiraculum* ist eine kleine Kiemenöffnung zwischen Mandibular- und Hyoidbogen. Wahrscheinlich war sie bei ancestralen Fischen eine vollständig entwickelte Kiemenspalte. Bei allen lebenden kieferbesitzenden Vertebraten ist jedoch, wie wir gesehen haben, das Hyomandibulare mit dem Kiefergelenk verbunden, und die Öffnung zwischen Mandibular- und Hyoidbogen wird infolgedessen in ihrer Entwicklung eingeschränkt (Abb. 164 C, S. 222). Selbst in seinem reduzierten Zustand trägt das Spritzloch der Haie an seinem Vorderrand eine kleine spiraculäre Kieme. Das ihr zugeführte Blut kommt jedoch von der dahinter folgenden Kieme, wo es bereits arterialisiert wurde; die spiraculäre Kieme ist somit eine „falsche“ Kieme, eine *Pseudobranchia*. Bei Rochen und Engelhaien liegt das Spiraculum hinter dem Auge (Abb. 24 D, S. 56), ist enorm vergrößert und erfüllt eine wichtige Aufgabe. Diese Formen sind Bodenbewohner, bei denen die Mundöffnung für die meiste Zeit im Schlamm oder Sand vergraben ist. Das Spiraculum muß die Mundöffnung als Eintrittsstelle für das zu den Kiemen strömende Wasser ersetzen.

Die Kiemen der Elasmobranchier entstehen ontogenetisch in einer allgemein für die Vertebraten charakteristischen Weise (Abb. 250 B). Früh in der Entwicklung stülpen sich paarige Taschen von der entodermalen Wandauskleidung der Kiemendarmregion aus (Kiemen- oder Schlundtaschen) und kommen in Kontakt mit Einsenkungen der Epidermis (Kiemenfurchen). Die Zwischenmembran bricht bald durch, die beiden

Epithellagen vereinigen sich und bilden eine kontinuierliche Auskleidung der Kiemenspalten. Später formen sie die gefalteten Kiemenlamellen. In den meisten Fällen ist der ektodermale Teil der Wandung für die Bildung dieser Kiemenblättchen verantwortlich. Die Kiementaschen entstehen als paarige Längsreihen und sind grundsätzlich für die segmentale Anordnung der zugehörigen Nerven und der Skeletelemente verantwortlich. Viele Untersucher haben versucht, die Branchiomerie mit der Segmentation der Myotome (und der sich daraus ergebenden metameren Anordnung der Skelet- und Nerven Elemente) zu korrelieren. Es besteht jedoch kein schlüssiger Beweis für irgendeinen Zusammenhang der Metamerie beider Systeme (s. Abb. 199, S. 264).

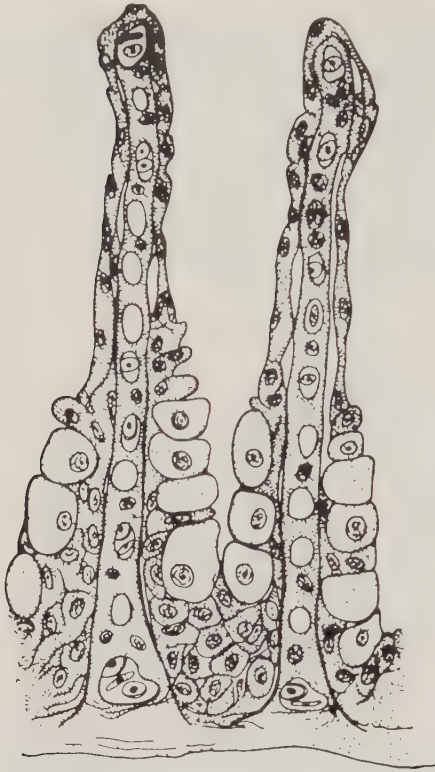
Abb. 250. Horizontalschnitt durch Kopf und Kiemendarmregion A eines Froschembryos (*Rana*) und B eines Embryos eines Elasmobranchiers. Bei dem Froschembryo entwickeln sich die Kiementaschen als enge Spalten, die in diesem Stadium noch nicht nach außen durchgebrochen sind. (Die Rachenmembran ist ebenfalls geschlossen.) Bei dem Elasmobranchier-Embryo sind alle Kiemenpalten mit Ausnahme der letzten durchgebrochen. Abk.: äK äußere Kieme; h Hyalbogen; M Mund; m Mandibularbogen; Oe Oesophagus; Ph Pharynx = Kiemendarm; s Spiraculum (in B) bzw. spiraculäre Kiementaschen (in A).



Die Kiemenpalten der Elasmobranchier öffnen sich unmittelbar und selbständig zur Oberfläche, doch entwickelt sich bei den verwandten Chimären eine Hautfalte, ein *Operculum*, das sich von einer Stelle unmittelbar hinter den Kiefern nach caudal erstreckt und die Kiemenreihe bedeckt und schützt. Die Chimären (Abb. 25 B, S. 57; 26, S. 58; 249 B) unterscheiden sich von ihren Hai-Vettern noch in zwei weiteren Punkten: das Spiraculum ist verschwunden (wie dies auch bei einigen wenigen Haien der Fall ist), und die letzte Kiemenpalte ist geschlossen.

Kiemen bei kieferlosen Fischen Ableitung der Kiemen

Gehen wir von den Haien in der Evolutionsreihe nach rückwärts, so finden wir bei Neunaugen und Schleimfischen (Abb. 247 A, B, S. 318) die Kiemen gleichfalls gut entwickelt, aber in einer ganz anderen Weise gestaltet. Die Kiemen begrenzen keine Spalten, sondern kugelige Säcke, die durch enge Öffnungen mit dem Kiemendarm einerseits und mit der Außenwelt andererseits in Verbindung stehen. Die Kiemenlamellen bilden im adulten Zustand um jeden Kiemensack einen kontinuierlichen Ring. Bei den Neunaugen ruft eine kräftige Muskulatur an den Kiemensäcken pumpende Bewegungen hervor, so daß das Wasser durch die äußeren Öffnungen der röhrenartigen Ansatzstücke der Kiemensäcke sowohl eingesaugt als auch wieder nach außen gepumpt werden kann. Die Kiemenatmung kann somit auch stattfinden, wenn die Mundhöhle der Tiere mit Beute gefüllt ist. Sowohl Neunaugen als auch Schleimfische besitzen weitere Einrichtungen, die gleichzeitiges Atmen und Fressen ermöglichen. Beim adulten Neunauge spaltet sich der Kiemendarm in zwei Rohre. Ein kleiner dorsaler Gang führt unter Umgehung der Kiemenregion unmittelbar vom Mund zum Oesophagus. Die Kiemensäckchen liegen an einem größeren, ventral gelegenen *Duc-*



tus branchialis, der hinten blind endet (Abb. 253). Bei den Schleimfischen ist gleichfalls eine besondere Einrichtung vorhanden. Der kombinierte Nasen- und Hypophysengang bricht nach hinten in das Dach des Kiemendarmes durch (Abb. 17, S. 48).

Bei den meisten Cyclostomen ist die Zahl der Kiemensäcke größer als die bei Gnathostomen übliche Zahl von fünf Spalten plus Spritzloch. *Petromyzon* hat sieben Paar Kiemensäckchen, die Schleimfische besitzen sechs bis vierzehn. Ebenso sind die äußeren Öffnungen verschieden. Bei den Neunaugen und dem Schleimfisch *Bdellostoma* öffnet sich jedes Kiemensäckchen mit einer getrennten Öffnung. Bei *Myxine* dagegen münden die Kiemensäcke in einen Kanal, der nur eine einzige Öffnung besitzt.

Abb. 251. Zwei Kiemenslamellen eines Aals. Die großen Zellen an der Basis jeder Lamelle können Salz ausscheiden. Die ovalen Konturen im Zentrum der Lamellen stellen Kapillaren dar, die z. T. Blutzellen enthalten. (Nach KEYS und WILLMER)

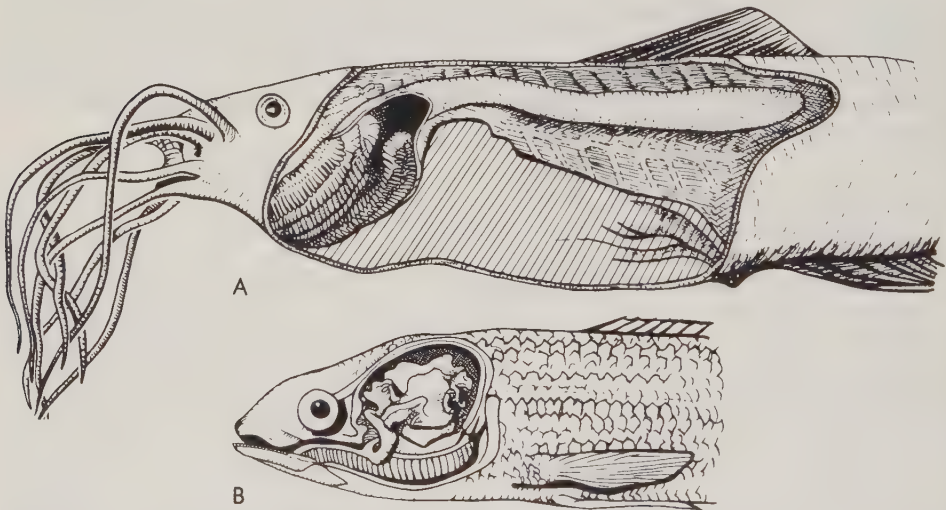
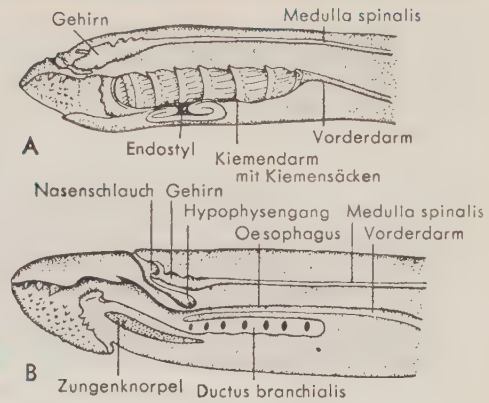


Abb. 252. Akzessorische Atmungsorgane bei Teleosteen. A *Saccobranchus*. Bei diesem indischen Wels schließt sich an die Kiemenkammer nach hinten ein lungenähnlicher Atemsack an; B *Anabas*. Beim ostindischen Kletterfisch ragen von Knochenlamellen gestützte Epithelfalten vom Epibranchiale des 1. Kiemensbogens in die Kiemenkammer und unterteilen den Raum, so daß ein kompliziert gestaltetes Labyrinth entsteht, daher die deutsche Bezeichnung Labyrinthfische. (Nach GIERBERG und RIETSCHEL)

Ammocoetes, die Larven der Neunaugen, verbringen – wie erwähnt (s. S. 48) – ihr Dasein halb eingegraben im Schlamm der Flüsse und Teiche. Sie ernähren sich von kleinen Nahrungspartikelchen, die aus dem durch Kiemendarm und Kiemenspalten strömenden Wasser auf ähnliche Weise herausgefiltert werden, wie wir dies bei Amphioxus und den Tunicaten gesehen haben (S. 25; 27). Es ist offenkundig, daß hier die Funktion des Kiemensystems als Nahrungsfilter von größerer Bedeutung ist als seine Tätigkeit als Atmungsorgan, die leicht von der Haut dieser kleinen Tiere übernommen werden könnte. Dieses Erkenntnis, verstärkt durch die in Kapitel 2 diskutierten Befunde, führt zu der Vorstellung, daß sich das Kiemensystem primär als „Nahrungssammler“ entwickelt hat, und die Funktion als Atmungsorgan zusätzlich hinzutrat.

Abb. 253. Sagittalschnitt durch A Ammocetes (Petromyzonlarve) und B adultes Stadium von *Petromyzon* (Neunauge). Im adulten Zustand ist der Kiemendarm in einen dorsalen „Oesophagus“, der die Mundhöhle mit dem Vorderdarm verbindet, und einen blind endigenden ventralen Ductus branchialis geteilt, in den die Kiemensäckchen münden. Das Endostyl der Larve wird zur Glandula thyroidea des adulten Tieres (nicht dargestellt). (Nach GOODRICH)



Ein weiterer Hinweis, daß auch bei den altertümlichen „echten“ Vertebraten – und nicht nur bei deren niederen Chordatenverwandten – das Sammeln der Nahrung die Hauptaufgabe des Kiemensystems darstellte, ergibt sich aus einem Studium der ältesten Vertebraten, der fossilen Ostracodermen (Abb. 18, S. 49; 19, S. 50; 21, S. 52). Bei Cephalaspiden (Abb. 20 A, S. 50) und ähnlichen Formen war die Mundhöhle klein und besaß anscheinend keine Einrichtungen für eine aktive Nahrungsaufnahme. Die Kiemensäckchen – hier zehn an der Zahl – besetzten eine überaus große Kammer an der Unterfläche der „Kopfreion“. Sie dehnten sich ohne Zweifel viel weiter aus, als die respiratorische Funktion allein erfordert hätte. Augenscheinlich waren diese frühesten Vertebraten noch Nahrungsstrudler und gaben diese Form des Nahrungserwerbs nicht auf, ehe sich nicht die Kiefer (oder als andere Lösung der Saugmund der Cyclostomen) entwickelt hatten und die Kiemen somit ihre Rolle als reine Respirationsorgane übernehmen konnten.

Kiemendarm (Pharynx) und Kiemen bei Knochenfischen und Tetrapoden

Die Kiemen sind bei den Knochenfischen (Abb. 247 D, S. 318) grundsätzlich ähnlich gebaut wie bei den Haien. Es bestehen jedoch bedeutsame Unterschiede im Kiemensystem der beiden Gruppen, weil bei allen Angehörigen der Klasse der Knochenfische ein Operculum vorhanden ist. Anders als bei den Chimären besitzt das Operculum der Osteichthyes ein knöchernes Skelet (Abb. 122, S. 184; 169 C, S. 231; 171 A, S. 232; 172 A, S. 234). Unter dem Operculum kann eine recht ausgedehnte Branchialkammer (Kiemenkammer) liegen.

Bei den Haien erfolgt die „Atmung“ in zwei Phasen. In der ersten Phase strömt Wasser bei geschlossenen Kiemenspalten durch den geöffneten Mund in den erweiter-

ten Kiemendarm ein. Anschließend verengt sich der Kiemendarm, und das Wasser wird bei geschlossener Mundspalte durch die geöffneten Kiemenspalten an den Kiemen vorbei nach außen gepreßt. Bei den meisten Knochenfischen läuft der Vorgang ähnlich ab, nur wird an Stelle der einzelnen Kiemenspalten die Opercularöffnung geschlossen und geöffnet. Da das Operculum die Kiemenregion bedeckt und schützt, ist die Ausbildung klappenähnlicher Strukturen durch die Kiemensepten, wie wir sie bei den Haien finden, nicht erforderlich (Abb. 248 B, S. 319).

Normalerweise besitzen die Knochenfische wie typische Elasmobranchier jederseits fünf Kiemenspalten (Abb. 249 C–F, S. 320). *Polypterus* hat jedoch (wie die Chimären) die letzte Kiemenspalte verloren, und abweichende Verhältnisse werden auch bei einigen Teleosteen gefunden. Bei den Actinopterygiern fehlt die Hemibranchie an der vorderen Wandfläche der ersten Kiemenspalte, von einigen primitiven Formen wie Stören, *Polyodon* und *Lepisosteus* abgesehen. Dies ist verständlich, denn

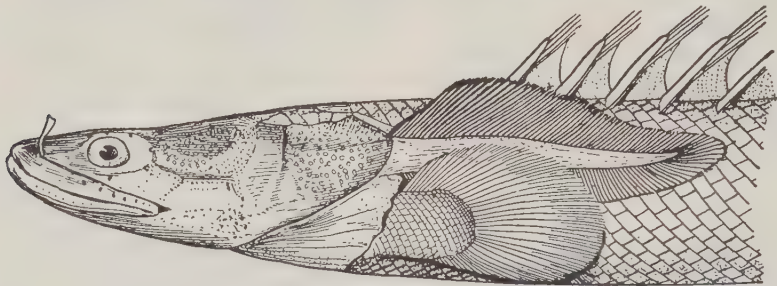


Abb. 254. Larvalstadium des primitiven afrikanischen Strahlflossers *Polypterus*. Die große äußere Kieme geht vom oberen Ende des Hyoidbogens aus und dehnt sich nach caudal über die Brustflosse hinaus aus. (Nach DEAN)

die erste Spalte liegt durch die Ausbildung des Operculums für den Wasserstrom relativ unglücklich. Der australische Lungenfisch, *Epiceratodus*, besitzt zwar den vollen Satz von fünf Kiemenspalten, doch ist an der Vorderwand der ersten Spalte nur eine Pseudobranchie vorhanden. Die anderen Lungenfische zeigen eine noch weitgehendere Reduktion der Kiemen. Die Ausbildung des Spiraculums bei den primitivsten Strahlflossern – *Polypterus*, Stören, Löffelstören – beweist, daß es bei den primitiven Knochenfischen vorhanden war. Bei allen anderen lebenden Osteichthyes ist das Spritzloch jedoch verlorengegangen, obwohl (seltsamerweise) im Kiemendarm der Teleosteer eine kleine Kieme persistieren kann, die in der Nähe der ursprünglichen Position dieser verschwundenen Öffnung liegt.

Die Kiemen der Teleosteer haben nicht nur respiratorische, sondern auch exkretorische Aufgaben. Sekretorisch tätige Zellen der Kiemenlamellen scheiden Stickstoffabbauprodukte aus und ergänzen die Tätigkeit der Nieren. Eine wichtige Funktion dieser Zellen (Abb. 251) besteht bei marinen Teleosteen darin, Salze zu eliminieren und so die Nieren bei der Erhaltung eines geeigneten „inneren Milieus“ zu unterstützen, für das zu hohe Salzkonzentrationen schädlich sind (s. S. 357–359). Obwohl Kiemen die primären Respirationsorgane bei nahezu allen Fischen sind, haben zahlreiche Teleosteer andere Wege gefunden, um im sauerstoffarmen Wasser oder gar „an der Luft“ überleben zu können. Einige atmen durch die Haut, durch das Epithel der Mundhöhle oder des Darmrohres. Andere wiederum haben akzessorische Atmungsorgane entwickelt, die gewöhnlich mit der Kiemenkammer in Verbindung stehen (Abb. 252).

Bei den Larven einiger weniger Fische – *Polypterus*, afrikanischer und südamerikanischer Lungenfisch – und ebenso der meisten Amphibien sind akzessorische Respira-

tionsorgane in Form der *äußeren Kiemen* vorhanden. Wie wir bei den erwähnten Fischen (Abb. 254) und bei urodelen Amphibien sehen, stellen sie fädige Fortsätze dar, 1 bis 4 an der Zahl, die von der seitlichen „Hals“-region oberhalb der Kiemen auswachsen. Im Leben haben sie wegen der überaus reichen Blutversorgung eine rötliche Farbe. Die Ausbildung dieser äußeren Kiemen bei den Larven der genannten Fische, die diese Organe besitzen, gibt uns eine wahrscheinliche Erklärung für ihr Auftreten. Sie helfen nämlich mit, das äußerste an Sauerstoff aus dem stagnierenden Wasser während der Trockenheit zu entnehmen. Es ist selbstverständlich, daß der Sauerstoffbedarf während des besonders intensiven Wachstums der Embryonal- und Larvalperioden außerordentlich hoch ist. Wahrscheinlich waren bei den altertümlichen Knochenfischen äußere Kiemen (und auch Lungen) vorhanden, die später bei den evoluierten Actinopterygiern verloren gingen. Vermutlich waren sie auch bei den Crossopterygiern ausgebildet. Ähnlich wie bei den Lungenfischen finden wir sie bei den Larven urodeler Amphibien. Bei einigen Urodelen, die ihr ganzes Leben als Larvalformen im Wasser verbringen, bleiben die äußeren Kiemen erhalten. Bei den Gymnophionen sind sie ähnlich entwickelt wie bei Fischen und Urodelen. Bei den Anuren beginnen sich in einem frühen Kaulquappenstadium fünf Kiemenspalten auszubilden. Ihre äußeren Öffnungen werden später durch eine große Gewebefalte überdeckt, einem „Operculum“, das aber dem gleichnamigen Gebilde der Fische nicht homolog ist. Die „Kiemenkammer“ ist ausgefüllt mit einer Masse fädiger Kiemenstrukturen, die zumindest zum Teil von früh angelegten äußeren Kiemen stammen, zum Teil jedoch von den inneren Kiemen ausgewachsen sind. **Es ist sehr wahrscheinlich, daß die ganze Reihe äußerer Kiemenfäden, die wir nicht nur bei den Anuren, sondern auch bei den äußeren Kiemen anderer Amphibien und der Fische beobachten, letzten Endes von inneren Kiemen abstammt.**

Mit dem Auftreten der Lungen und dem anschließenden Übergang zum Landleben nimmt bei adulten Amphibien und bei allen Amnioten der Pharynx an Größe und Bedeutung ab. Bei den Amphibien brechen die Kiemenspalten im Larvenstadium in unterschiedlichem Maße durch, doch funktionieren die inneren Kiemen nie (ausgenommen unter aberranten Bedingungen, wie wir sie für die Frösche erwähnt haben), und – abgesehen von den Formen, die im Larvalzustand verharren – verschwinden die Spalten bei der Metamorphose. **Bei den Embryonen der Amnioten bilden sich Schlundtaschen als Aussackungen der Pharynxwand stets aus und treffen, wie bei den Fischen, auf die oberflächlichen Einsenkungen des Ektoderms. Sie öffnen sich jedoch – wenn überhaupt – nur vorübergehend. Der Amniotenembryo repetiert in konservativer Weise die ontogenetischen Entwicklungsprozesse der zahllosen ancestralen Generationen. Doch kommt es in der Ontogenese der Amnioten niemals zu einer echten Wiederholung des voll ausgebildeten Kiemensystems, das bei den Fisch-Vorfahren gefunden wird.**

Bei den adulten Amnioten behält, wie in der Einleitung zu diesem Kapitel bereits gesagt wurde, der Pharynx kaum eine Spur seiner früheren Bedeutung. Die Lungen entwickelten sich bei den Fischen aus dem Kiemendarm, und der zur Lunge führende untere Atemweg geht vom hinteren Ende des Pharynx aus. **Von den Kiementaschen persistiert das Spiraculum in veränderter Form als Mittelohrraum, als Paukenhöhle.** Die anderen Schlundtaschen sind bei den adulten Amnioten vollständig verschwunden.

Schwimmlase

Die meisten Strahlflosser sind durch den Besitz einer Schwimmlase ausgezeichnet, eines länglichen Sackes, der als dorsaler Auswuchs aus dem Vorderteil des Verdau-

ungsrohres hervorgegangen ist. Sie ist gewöhnlich dehnbar und mit Luft oder einem ähnlichen Gasmisch gefüllt (Abb. 255; 256 A–C; 258 C). Die Schwimmblase ist hauptsächlich ein hydrostatisches Organ; Füllung oder Entleerung dieses Sackes verändern das spezifische Gewicht eines Fisches und helfen ihm, sich in der für ihn geeigneten Wassertiefe zu halten. Es wird so verständlich, daß dieses Organ für die Fische am nützlichsten ist, die im tiefen Wasser – vor allem in den Ozeanen – leben.

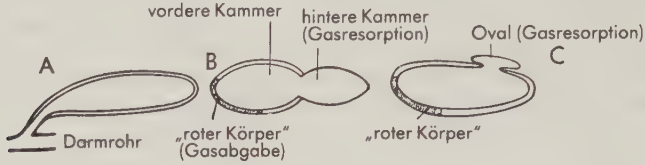


Abb. 255. Schematische Längsschnitte durch die Schwimmblase verschiedener Teleostee: A Primitiver Typ, offene Verbindung zum Darm; B, C Schwimmblase abgeschlossen, mit einem gasbildenden Areal, dem Roten Körper, und Wandabschnitten für die Gasresorption.

Polypterus, einer der primitivsten Actinopterygier, hat keine Schwimmblase, sondern statt dessen ventrale, paarige Lungen. Alle anderen rezenten Strahlflosser unterhalb der Stufe der Teleostee besitzen jedoch eine typische dorsale Schwimmblase, die auch bei den meisten Teleostei erhalten blieb. Bei den bodenbewohnenden Flundern, bei denen ein hydrostatisches Organ nutzlos wäre, wird sie nur embryonal angelegt und fehlt beim adulten Tier. Es scheint sicher, daß die Schwimmblase eine Spezialisierung

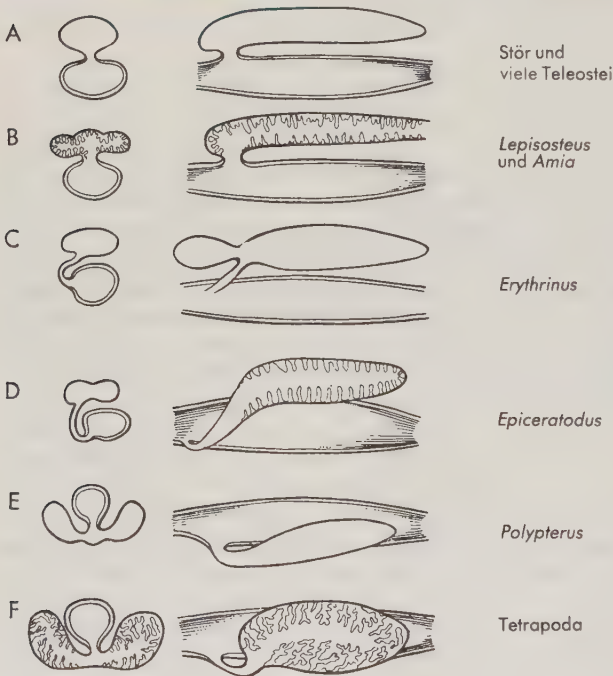


Abb. 256. Quer- und Längsschnitte durch die Schwimmblase bzw. Lunge verschiedener Fische und der Tetrapoden (linke Reihe: Querschnitte in der Ansicht von vorn; rechte Reihe: Längsschnitte in der Ansicht von links). A Typische dorsale Schwimmblase der Actinopterygier; B Typ der Schwimmblase bei den Holostei mit einer gefalteten inneren Oberfläche, die bis zu einem gewissen Grade zur Atmung fähig ist; C abweichender Typ bei einem Teleostee. Der Verbindungsgang geht von der seitlichen Darmwand ab. Die Anordnung der Schwimmblase bei dieser Form deutet einen Übergang vom Typ „Lunge“ zum Typ „Schwimmblase“ an; D australischer Lungenfisch mit zweilappiger, nach dorsal verlagter Lunge. Der zuführende Gang geht jedoch von der ventralen Darmwand aus; E der archaische Actinopterygier *Polypterus* besitzt eine ventrale Lunge, die wahrscheinlich primitiv ist und vor allen anderen Typen der Lunge oder Schwimmblase entwickelt wurde; F Lunge der Landwirbeltiere, mit einer komplizierten inneren Gliederung. (Nach DEAN)

chaische Actinopterygier *Polypterus* besitzt eine ventrale Lunge, die wahrscheinlich primitiv ist und vor allen anderen Typen der Lunge oder Schwimmblase entwickelt wurde; F Lunge der Landwirbeltiere, mit einer komplizierten inneren Gliederung. (Nach DEAN)

der Actinopterygier darstellt, die sich in einem frühen Stadium ihrer Geschichte entwickelt hat. Sie wird bei keiner anderen Fischgruppe gefunden.

In ihrer ursprünglichsten Form steht die Schwimmblase mit dem Kiemendarm durch einen *Ductus pneumaticus* in Verbindung, durch den Luft in den Sack aufgenommen werden kann, wenn der Fisch an die Oberfläche aufsteigt, und durch den umgekehrt Luft entweicht, wenn er tiefer taucht. Bei den meisten Fischen, bei denen der Gang vorhanden ist, dient er lediglich als eine Art Verschlusseinrichtung, durch die das Gas abgegeben werden kann. Bei spezialisierten Teleosteen kann der Gang weiter caudal mit dem Verdauungstrakt in Verbindung stehen. Bei vielen höher entwickelten Teleosteen ist eine solche Verbindung ganz verschwunden. Bei diesen Formen ist die Wand der vorderen Kammer der Schwimmblase befähigt, ein Gasgemisch zu sezernieren, das ähnlich wie die Luft Stickstoff, Sauerstoff und Kohlendioxyd in bei den verschiedenen Formen unterschiedlichen Anteilen enthält. Das spezifische Areal besitzt ein kapillares Wundernetz und wird als *roter Körper* bezeichnet. Im hinteren Abschnitt der Schwimmblase bzw. der hinteren Kammer kann das Gasgemisch resorbiert werden. Bei primitiven Formen ist hier das Epithel niedrig, bei evoluierten Fischen ist der resorbierende Wandabschnitt in eine Tasche eingesenkt, die durch einen Sphincter verschlossen werden kann und *Oval* genannt wird (Abb. 255 B, C).

In einigen Fällen – vor allem bei den relativ primitiven Actinopterygiern *Amia* und *Lepisosteus* – ist die Schwimmblase in ihrem Aufbau mehr lungenähnlich (Abb. 256 B) und stellt eine Hilfsatemeinrichtung dar. Dies läßt an die Möglichkeit denken, daß die Luftatmung die ursprüngliche Funktion dieser Blase gewesen sein könnte. In ihrer dorsalen Lage und ihrer unpaaren statt paarigen Ausbildung steht sie zwar in starkem Gegensatz zu den Lungen. Jedoch glauben die meisten vergleichenden Anatomen, daß es sich bei beiden Organen um in gewisser Weise, und bis zu einem gewissen Grade homologe Bildungen handelt. Wir werden auf diese Frage zurückkommen, nachdem wir die stammesgeschichtliche Entwicklung der Lungen betrachtet haben.

Lungen

Aufbau und Struktur der Lungen

Die Lungen, die bei typischen luftatmenden Wirbeltieren die Kiemen als das Medium ersetzen, durch das Sauerstoff in das Blut und damit in die Gewebe gelangt, unterscheiden sich in ihrem Aufbau deutlich von den Kiemen, obwohl sie eine ähnliche Grundfunktion haben und wie sie Derivate des Kiemendarmes sind. Bei den meisten Tetrapoden hat der Apparat für die Luftatmung einen charakteristischen Bauplan, der an dieser Stelle skizziert werden soll (Abb. 257). Der Zugang zu den (unteren) Luftwegen erfolgt durch eine mediane, ventrale Öffnung am hinteren Ende des Pharynx, die *Glottis*. Unmittelbar hinter der Glottis vergrößert sich der Gang zu einer Kammer, dem *Larynx*; an ihn schließt sich ein unterschiedlich langes, ventromedian gelegenes Rohr, die *Trachea*, an, die sich in die beiden *Hauptbronchien* teilt, von denen jeder zu einer Lunge führt. Die paarigen *Lungen*, ursprünglich ventral gelegen, können sich so weit ausdehnen, daß sie eine laterale oder selbst dorsale Position im vorderen Abschnitt des Coeloms einnehmen. Ihre Oberfläche wird von dem Epithel des Abschnittes der Leibeshöhle überkleidet, in dem sie liegen.

Entwicklungsgeschichtlich erscheint die Lungenanlage als eine medioventrale Ausbuchtung des Kiemendarms an seinem hinteren Ende. Die Aufzweigung in die beiden Hauptbronchien ist in vielen Fällen schon in einem frühen Stadium erkennbar. Die Lungenknospen wachsen caudalwärts aus. Sie werden von Mesenchym eingehüllt, das die Bindegewebsstrukturen und die Muskulatur des Bronchialsystems liefert und aus dem die Skeletelemente des Larynx, der Trachea und der Bronchien hervorgehen.

Bei vielen Reptilien und bei den Säugetieren gleicht die Lunge einem luftgefüllten Schwammkörper. Die von der Trachea ausgehenden Bronchien zweigen sich mehrfach auf. Ihre feineren Äste, die *Bronchioli*, führen schließlich in kleine Luftkammern, *Alveoli*, durch deren epitheliale Wand der Gasaustausch erfolgt (Abb. 257; 259). Die Alveolenwand besitzt ein reiches Kapillarnetz, das durch die Äste der A. pulmonalis gespeist wird, die aus der 6. Kiemenbogenarterie bzw. bei den höheren Tetrapoden aus dem Herzen selbst entspringt (s. S. 412). Aus der Lunge kehrt das sauerstoffreiche Blut über die Pulmonalvene(n) zum Herzen zurück.

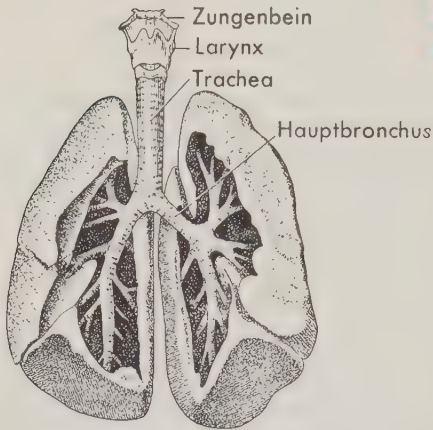


Abb. 257. Respiratorisches System des Menschen (von ventral). Die Lungen sind aufpräpariert, um die Bronchien sichtbar zu machen. (Nach TOLDT)

Der Wirkungsgrad einer Lunge hängt in der Hauptsache von der Ausdehnung der inneren Membranoberfläche ab, die für den Gasaustausch zur Verfügung steht. Warmblütige Tiere (Vögel und Säuger), die eine größere Aktivität entfalten und einen größeren Sauerstoffbedarf haben, erhöhen die Größe der Austauschfläche weniger durch eine absolute Vergrößerung der Lunge als vielmehr durch eine konstruktive Verbesserung, nämlich eine stärkere und kompliziertere innere Aufteilung. Hier müssen wir wieder einmal das Problem der Oberflächen-Volumen-Beziehungen berücksichtigen. Bei großen Tieren müssen die Lungen entweder unverhältnismäßig stark an Größe zunehmen oder eine kompliziertere Aufgliederung und Septierung ertahren, damit die Austauschfläche, die nur quadratisch anwächst, mit der volumetrischen Zunahme der Körpermasse (die in der dritten Potenz ansteigt und den Sauerstoff benötigt) Schritt halten kann.

Die Lungen stellen allerdings nicht das einzig mögliche Organ dar, um Sauerstoff aufzunehmen. Jede dünne, feuchte Membran kann einen Gasaustausch ermöglichen. Bei den rezenten Amphibien ist die Haut ein wichtiges Atmungsorgan und reich mit Blutgefäßen versorgt (s. S. 150). Bei Fröschen und Kröten erfolgt ein großer Teil der Atmung durch die Mundschleimhaut. Wie bereits erwähnt, sind selbst verschiedene Teleostee – so der ostindische Kletterfisch *Anabas* – zur Luftatmung befähigt. Bei diesen Formen haben sich akzessorische Atmungsorgane von der Kiemenkammer aus entwickelt, die unter dem Operculum feucht gehalten werden.

Lungen bei Fischen

Obwohl die Lungen ihre typische Ausprägung erst bei den Tetrapoden gefunden haben, so stellen sie doch phylogenetisch ältere Organe dar. Lungen sind bei den Dipnoern ausgebildet, die ihren populären Namen „Lungenfische“ aus dieser Tatsache ableiten, und Lungen waren sicherlich auch bei ihren nahen Verwandten, den altertümlichen *Crossopterygiern*, vorhanden (wie auch die Untersuchung der rezenten Vertreter dieser Gruppe neuerdings bestätigt hat), von denen die Landwirbeltiere abstammen. Lungen besitzt ferner *Polypterus*, der primitivste Vertreter der Strahlflossergruppe der Knochenfische.

Die Lungen der Fische (Abb. 256 D, E, S. 326; 258 A, B) sind einfach gebaut. Bei *Polypterus* führt eine mit einem Sphincter versehene Öffnung am Boden des Kiemen-

darmes in einen zweilappigen Sack. Die Lappen schieben sich jederseits vom Oesophagus nach hinten; der rechte, längere dehnt sich in das Mesenterium über dem Darm aus. Abgesehen von der Verlängerung des rechten Lappens ähneln sie den Lungen der Amphibien und scheinen in ihrer Art ganz primitiv. Bei den Dipnoern tritt eine gewisse Modifikation ein. Die Öffnung liegt zwar, wie stets, auf der ventralen Seite des Kiemendarmes an dessen hinterem Ende, doch führt der Gang um

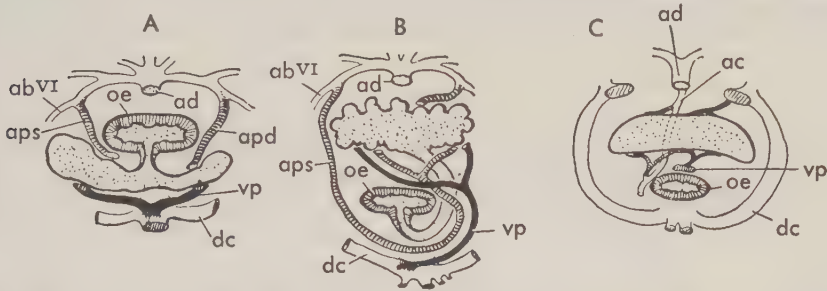


Abb. 258. Schematischer Querschnitt durch den vorderen Rumpfabschnitt bei drei Knochenfischen (in der Ansicht von hinten). Darstellung der Beziehung zwischen Darm, Lunge bzw. Schwimmblase und den damit verbundenen Blutgefäßen. A *Polypterus*, ein primitiver Actinopterygier, mit einer paarigen ventralen Lunge; B *Epiceratodus*, australischer Lungenfisch, mit einer unpaaren dorsalen Lunge, deren Gang jedoch von der ventralen Darmwand ausgeht; C Teleosteer mit Schwimmblase. Der Verbindungsgang zum Darm ist verlorengegangen. Die Blutversorgung erfolgt durch den sechsten (letzten) Arterienbogen. In B zeigt der bogenförmige Verlauf des Gefäßes vom linken Arterienbogen um die Ventralseite des Darmes den Weg, den die Lunge bei ihrer Verlagerung nach dorsal eingeschlagen hat. Bei den Teleosteen erfolgt die arterielle Blutversorgung der Schwimmblase aus der Aorta dorsalis (über die A. coeliaca). Der venöse Rückfluß aus der Lunge führt unmittelbar zum Herzen. Bei *Epiceratodus* zeigen die Venen eine ähnliche asymmetrische Anordnung wie die Lungenarterien. Von der Schwimmblase strömt das Blut über die typischen Längsvenenstämmen des Körpers zum Herzen zurück. Abk.: ab^{VI} 6. Arterienbogen; ac A. coeliaca; ad Aorta dorsalis; apd A. pulmonalis dextra; aps A. pulmonalis sinistra; dc Ductus Cuvieri; oe Oesophagus; vp V. pulmonalis. (Nach GOODRICH)

die rechte Seite des Oesophagus herum nach dorsal, so daß die Lungen (bei *Epiceratodus* unpaar, bei *Protopterus* und *Lepidosiren* paarig) in eine dorsale Position kommen. Der Verlauf des Ganges läßt vermuten, daß die dorsale Lage der Lunge sekundär ist. Diese Annahme findet eine Stütze durch die Art der Blutversorgung. Ein Teil der Lunge wird durch eine Arterie versorgt (Abb. 258 B, aps), die dem angenommenen phylogenetischen Wanderweg folgt und von der linken Körperseite in einem Bogen um den Oesophagus herum zur Lunge verläuft.

Die Embryonalentwicklung der Lungen läßt vermuten, daß sie in der Phylogenese als Aussackungen des feuchten Epithels des Kiemendarmes (wahrscheinlich aus einem Paar modifizierter hinteren Schlundtaschen) entstanden sind, das – ähnlich wie das Epithel der Mundhöhle bei rezenten Amphibien – für die Resorption des atmosphärischen Sauerstoffes spezialisiert wurde. Aber wann und weshalb sind sie entstanden? Da die Lungen sowohl bei den Sarcopterygiern als auch bei den primitivsten Actinopterygiern gefunden werden, datieren sie wohl aus einem sehr frühen Stadium der Fischgeschichte. Einige Hinweise sprechen sogar dafür, daß sie bei den sehr alttümlichen Placodermen ausgebildet waren. Wenn diese jedoch bereits Lungen besaßen, dann dürften sie bei allen primitiven kieferbesitzenden Fischen vorhanden gewesen sein. Wahrscheinlich sind für die Entwicklung der Lungen als zusätzliche Atmungsorgane die Bedingungen jahreszeitlicher Trockenperioden verantwortlich zu machen, die – wie erwähnt – in den frühen Tagen der Fisch-Evolution zu Beginn des Devons

weit verbreitet waren, als das Wasser stagnierte und die Flüsse vorübergehend austrockneten.

Wenn – wie wir annehmen – Lungen und Schwimmblasen homolog sind, welches ist dann der ancestrale Typ? Frühere Untersucher hielten es für gesichert, daß – da die Schwimmblase eine typische Struktur der Fische darstellt und die Lungen hauptsächlich ein Charakteristikum der Tetrapoden sind – die Schwimmblase der Vorläufer der Lungen war. Doch machen es die nunmehr vorliegenden Befunde wahrscheinlich, daß das Umgekehrte der Fall ist. Die Lunge ist primitiv, die Schwimmblase abgeleitet. Sie hat sich während der Evolution der Strahlflosser innerhalb der Klasse der Knochenfische entwickelt und ist allein in dieser Gruppe zu finden. Diese Vorstellung ist leicht mit den bekannten Tatsachen ihrer Geschichte in Einklang zu bringen. Die Lungen haben sich nur bei wenigen Fischen erhalten, die noch in tropischen Zonen mit jahreszeitlicher Trockenheit leben. Die meisten Actinopterygier bewohnen heute keine Gebiete, in denen solche Bedingungen herrschen – die meisten sind marin. Eine Lunge ist für solche Fische nur von geringem oder gar keinem Nutzen; wurde sie jedoch zu einer dorsalen Blase umgewandelt, so konnte sie – wie es auch tatsächlich geschah – zu einem hydrostatischen Organ werden, das in der marinen Umgebung besonders vorteilhaft ist, in der ein Großteil der späteren Evolution der Actinopterygier erfolgte.

Lungen bei Tetrapoden

Bei den Amphibien bleiben die Lungen verhältnismäßig einfach gebaute Organe, deren Kammerung gering ist (Abb. 259 A). Unter den Reptilien zeigen *Sphenodon*, die Schlangen und viele Eidechsen nur eine unbedeutende Weiterentwicklung (Abb. 259 B). Ihre Lungen sind noch sackförmige Gebilde, deren Inneres durch Zwischenwände in geringem Maße unterteilt wird. (Nebenbei sei erwähnt, daß bei einer Vielzahl von extremitätenlosen Eidechsen, Schlangen und gymnophionen Amphibien

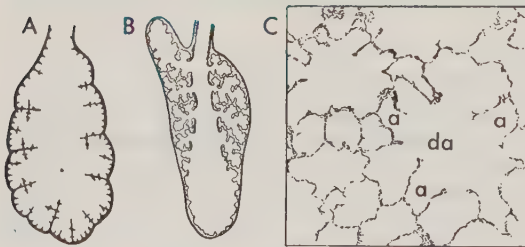


Abb. 259. Schnitt durch die Lunge eines Frosches (A) und einer Eidechse (B); C Schnitt durch ein Stückchen einer menschlichen Lunge (Vergr. etwa 50fach), der die komplizierte Aufgliederung ihrer inneren Oberfläche zeigt. Abk.: da = Ductus alveolaris (Endstück des Gangsystems), an dem Alveoli (a) liegen. (A nach VIALLETON; B nach GOODRICH)

in dem schlanken Körper nur eine Lunge – gewöhnlich die rechte – einigermaßen entwickelt ist.) Bei einigen Eidechsen, bei den Schildkröten und den Krokodilen tritt eine Vervielfachung der Septen und Kammern auf, so daß eine komplizierte Gliederung und eine mehr solide als spongiöse Lungentextur entsteht. Bei rezenten Amphibien werden, da die Rippen fehlen, die Lungen mit „eingepreßter“ Luft gefüllt – ein entsprechender Druckpumpenmechanismus ist ausgebildet. Bei den meisten Reptilien werden (wie bei den Amnioten generell) die Rippen durch die Zwischenrippenmuskeln gehoben. Der Abschnitt der Leibeshöhle, in dem die Lungen liegen, wird erweitert und die Luft auf diese Weise eingesaugt. Bei den Schildkröten, die in einem festen Panzer eingeschlossen sind, erfolgen Erweiterung und Einengung der „Brust“-höhle und der darin enthaltenen Lungen hauptsächlich bei Bewegungen des Schultergürtels.

Bei den Vögeln sind die Lungen selbst klein und kompakt, doch ist der Atemapparat in Aufbau und Funktion komplex. Außerhalb und gewissermaßen jenseits der Lungen entwickeln sich etwa vier paarige **Luftsäcke** (Abb. 260), die in jeden großen Körperabschnitt eindringen und auch Skeletelemente pneumatisieren können. Die Säcke selbst **resorbieren wenig Sauerstoff**, spielen aber bei der Atmung dennoch eine große Rolle. Beim ruhenden Vogel bewirken die Rippenhebung und die daraus resultierende Volumenvergrößerung des Rumpfes das Einströmen der Luft. Während des Fluges führen die durch die Flugmuskulatur ausgelösten Bewegungen der Skelet-

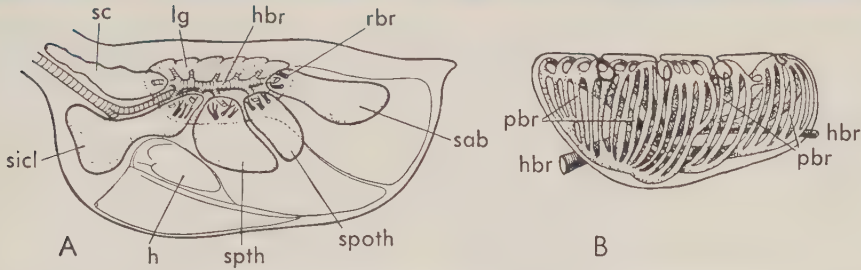


Abb. 260. A Schematische Darstellung der Lage der Luftsäcke beim Vogel (Ansicht von links). Abk.: h Herz; hbr Hauptbronchus; lg linke Lunge; pbr Parabronchi; rbr rückläufige Bronchi von den Luftsäcken zur Lunge; sab Saccus abdominalis; sc Saccus cervicalis; sicl Saccus interclavicularis; spth Saccus postthoracalis; spt Saccus praethoracalis; B Seitenansicht der linken Lunge eines Vogels. Der Hauptbronchus (hbr) zieht durch die ganze Lunge hindurch und endet in dem abdominalen Luftsack. Während seines Verlaufes durch die Lunge gibt er eine Reihe von Bronchi zweiter Ordnung ab, die in die anderen Luftsäcke oder in Parabronchi (pbr) führen. Diese stehen an ihrem einen Ende mit einem ventralen, an ihrem anderen Ende mit einem dorsalen Bronchus 2. Ordnung in Verbindung und sind außerdem an ein Maschenwerk feiner respiratorischer Luftkapillaren, die Bronchioli, angeschlossen (in der Abb. nicht dargestellt). Die Einkerbungen an der dorsalen Kontur der Lunge stellen Impressionen der Rippen dar. (A nach GOODRICH; B nach LOCY und LARSELL)

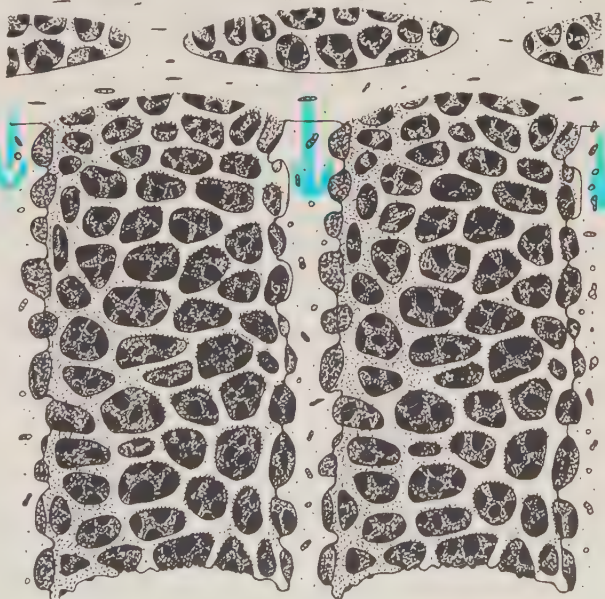


Abb. 261. Schematische Darstellung der Feinstruktur einer Vogellunge, entwickelt aus einem rasterelektronenmikroskopischen Bild. An der senkrechten Schnittfläche sind zwei Parabronchi längs getroffen, an der Oberfläche mehrere querschnittene. Der Gasaustausch findet in den vielen, kleinen Maschenräumen, Bronchioli, statt, die gewissermaßen die Wand der Parabronchien bilden. In den Parabronchi strömt die Luft nur in einer Richtung. (Nach SCHMIDT-NIELSEN)

elemente zu einer Ausdehnung (und nachfolgenden Einengung) des „Brust“raumes. Die Luft strömt über die Hauptbronchien und Bronchien durch die Lungen in die Luftsäcke. Die Respiration findet vornehmlich auf dem „Rückweg“ aus den Säcken statt. Von den Säcken führen rückläufige Luftkanäle, *Saccibronchi*, in die *Parabronchien*, die wiederum mit den Bronchien und dem jeweiligen Hauptbronchus in Verbindung stehen, und auf diesem Wege die Luft nach außen ableiten. In der „Wand“ der Parabronchi liegen, den Maschenräumen eines Schwammes vergleichbar, kleine Luftkammern, *Bronchioli*, und bilden im wesentlichen die atmende Oberfläche (Abb. 261). Hier vollzieht sich der Gasaustausch. Im Unterschied zu den anderen Amnioten, bei denen die respiratorischen Membranen die Wand „blind“ endigender Alveolen bilden, ist in der Vogellunge jede Passage des Luftweges, ob groß oder klein, an beiden Enden offen (Abb. 260 B), so daß einzig bei den Vögeln eine echte Luftzirkulation stattfindet.

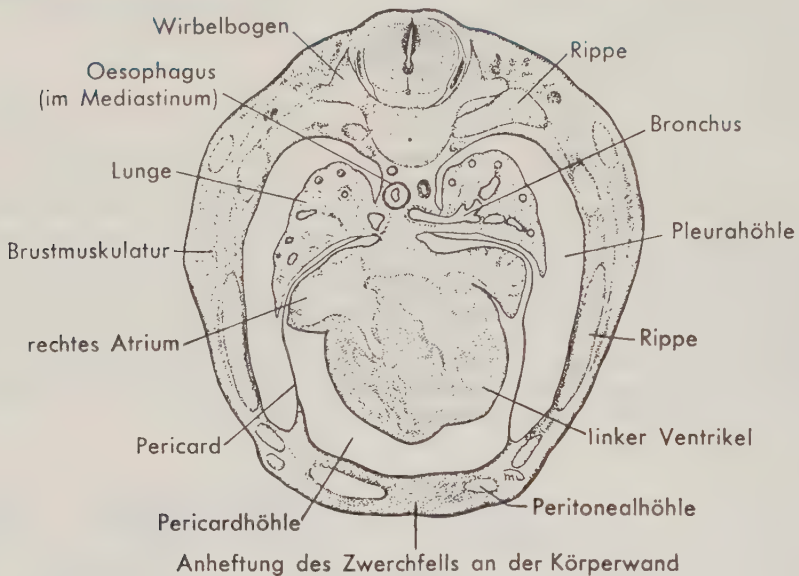


Abb. 262. Querschnitt durch die Brustregion eines menschlichen Embryos (von 8 Wochen). Entwicklung der Lungen, der Pleurahöhlen, der Pericardhöhle und des Herzens. (Aus AREY)

Bei den Säugern sind die Lungen verhältnismäßig groß. Sie nehmen einen beträchtlichen Raum im Brustkorb ein, zeigen aber ein einfacheres Konstruktionsprinzip als bei den Vögeln. Sie sind letzten Endes in kleine, aber überaus zahlreiche Alveolen unterteilt (Abb. 259 C), zu denen die Luft über eine Reihe sich aufzweigender Bronchien mit immer kleinerem Kaliber, zuletzt über die *Bronchioli*, gelangt. Die um den Alveolengang angeordneten *Alveolen* lassen sich mit Weinbeeren vergleichen, die direkt an einem (in diesem Falle sehr kräftigen) Stiel sitzen. Beim Säugerembryo (Abb. 262) dringen die primären epithelialen Lungenknospen in eine kompakte Mesenchymmasse ein, in der sie durch wiederholtes Aussprossen und nachfolgende Teilung der Epithelschläuche schließlich die definitive Struktur erlangen, während aus dem Mesenchym u. a. elastische Netze, glatte Muskulatur und die Skeletelemente des Bronchialbaums entstehen. Die Atmung erfolgt durch einen hochwirksamen Saugmechanismus (der bis zu einem gewissen Grad dem der Krokodile und Vögel gleicht). Die Lungen liegen nicht mehr länger in der allgemeinen Leibeshöhle, wie dies bei

primitiven Tetrapoden der Fall ist. Vielmehr besitzt jede Lunge ihre eigene *Pleurahöhle*, die caudal durch die Entwicklung eines Diaphragmas (Abb. 263, s. auch S. 298) abgeschlossen wird. Die inspiratorische Erweiterung der Pleurahöhlen, der die Lungen zwangsläufig folgen müssen – da zwischen ihrer Oberfläche und der inneren Brustwand kein dehnbares Medium vorhanden ist –, erfolgt sowohl durch die Hebung der Rippen als auch (oft noch in ausgedehnterem Maße) durch eine Abwärtsbewegung des Zwerchfells.

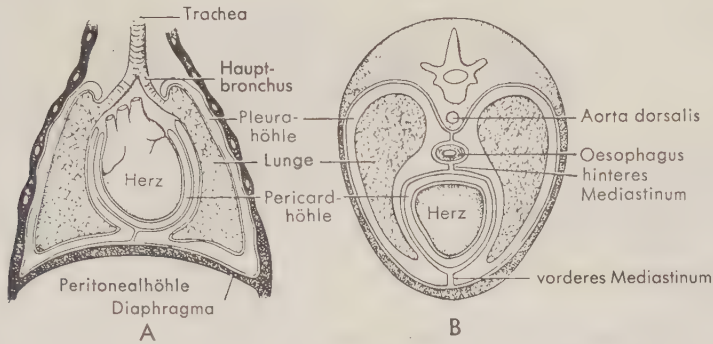
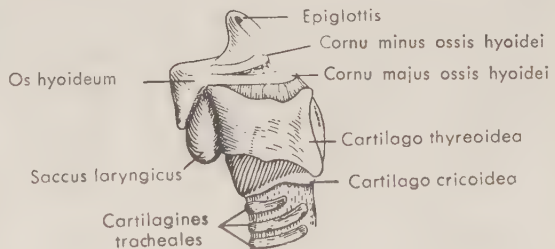


Abb. 263. Schematischer Längs- (A) und Querschnitt (B) durch den Thorax eines Säugers zur Darstellung der Lagebeziehungen zwischen Herz und Lungen und zwischen Pleura- und Pericardhöhle.

Mit der *Bedeutungszunahme* der Lungen bei den Landwirbeltieren entsteht als ihr Vorhof der *Larynx* (Abb. 229, S. 302; 264), *umgeben von einer Reihe von Knorpel- oder Knochenelementen*. Bei den Säugern entwickelt sich zusätzlich eine von einem Knorpelplättchen gestützte Schleimhautfalte, die *Epiglottis*, die den *Kehlkopf*eingang überdeckt.

Viele Tetrapoden sind in jeder Hinsicht stimmlos. Dies gilt besonders für die Salamander und die Gymnophionen unter den Amphibien und für die große Mehr-

Abb. 264. Kehlkopf von *Macaca mulatta* (Rhesusaffe) von lateral. Das Zungenbein (mit großem und kleinem Zungenbeinhorn) sitzt dem Kehlkopf vorn und oben auf. Beim Rhesusaffen ist ein Saccus laryngicus als Resonanzraum ausgebildet. Dargestellt sind Cartilago thyreoidea und Cartilago cricoidea, Cartilagines tracheales und die Membrana hyothyreoidea sowie der vom Ringknorpel zum Schildknorpel ziehende M. cricothyreoideus (der einen großen Teil des Ringknorpels überdeckt). Verschiedene kleinere, in der Tiefe gelegene Kehlkopfmuskeln sind nicht abgebildet. (Nach HARTMANN und STRAUS, Anatomy of the Rhesus monkey)



zahl der Reptilien, obwohl bestimmte Formen bei kraftvoller Ausstoßung der Atemluft Geräusche erzeugen können. Frösche und Kröten, einige wenige Eidechsen und vor allem die meisten Säuger haben eine Stimme erworben, mit deren Ausbildung die Entwicklung elastisch-muskulöser, von Schleimhaut überkleideter Falten, der *Stimm-bänder*, parallel geht, die sich im Larynx ausspannen und die Stimmritze verengern können, indem sie sich aneinanderlegen. Die bei der Expiration an ihnen vorbeistrei-

chende Luft versetzt sie in Schwingungen. Bei Vögeln entstehen keine derartigen Bänder im Larynx, die Stimmgebung erfolgt vielmehr in einem ganz anderen Organ, der *Syrinx* (Abb. 265), die sich in typischer Weise an der Teilungsstelle der Trachea entwickelt.

Mit der Ausbildung des Halses bei den Tetrapoden verlängert sich der ursprünglich kurze Gang, der von der Glottis in die Lungen führt, zur *Trachea*. Ihre Längsausdeh-

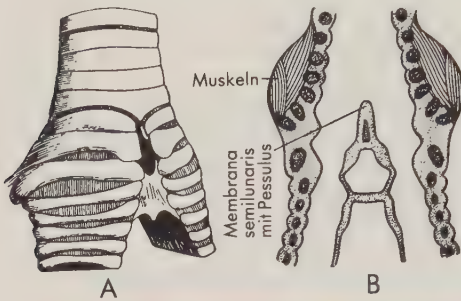


Abb. 265. Syrinx eines Singvogels (Elster). A In der Aufsicht; B im Schnitt. Die schwingenden Membranen an der medialen Wand der beiden Bronchien (innere Paukenhäute) vereinigen sich am caudalen Ende der Trachea zur Halbmondfalte (Membrana semilunaris), die den knöchernen Pessulus (dunkel punktiert) überkleidet. Zwischen den erweiterten und auseinandergerückten Knorpelhalbringen der Bronchien (im Anschluß an die Gabelung der Trachea) kann sich die äußere Paukenhaut ausspannen. Die Übergänge der Trachea in die beiden Bronchien, die „Stimmritzen“, können

durch die **von der hypobranchialen Muskulatur abstammenden Syrinxmuskeln** erweitert bzw. verengert, die schwingenden Membranen gespannt werden. Die Syrinxmuskulatur kann sehr komplex gegliedert sein und variiert bei den verschiedenen Gruppen der Vögel erheblich. (Nach HAECKER)

nung variiert entsprechend der unterschiedlichen Länge des Halses. Einige Vögel (u. a. der Schwan) besitzen eine besonders lange Luftröhre, die sich mit einer (oder zwei) Schlingen in das ausgehöhlte Brustbein hineinschieben kann. Die Funktion der Schlingenbildung ist unbekannt. Die Wand der Trachea wird im allgemeinen durch Knorpelstücke versteift. Bei den Amphibien handelt es sich um unregelmäßig gestal-

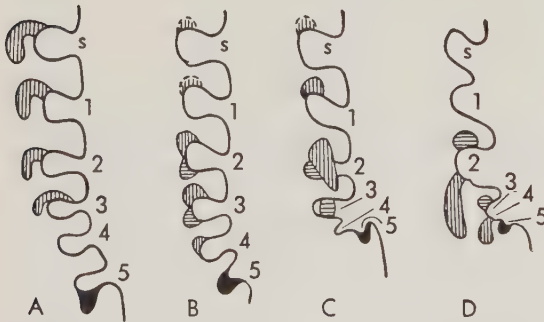


Abb. 266. Kiementaschen und Anlage der branchiogenen Organe (Thymus, Parathyreoidea, Ultimobranchialkörper) bei A einem Hai, B einem Schwanzlurch, C einer Eidechse, D einem typischen Säuger (schematischer Schnitt durch die linke Wand des Kiemendarmes, der dorsale Abschnitt einer Kiementasche ist jeweils in der Abb. als Vorderrand [oben] dargestellt). Unterbrochene Kontur = variable Thymusderivate; vertikale Schraffur = Thymus; horizontale Schraffur = Parathyreoidea; Schwarz

= Ultimobranchialkörper; S = spiraculäre Kiementasche. Die Ziffern bezeichnen die Nummern der nach der spiraculären Kiementasche folgenden Kiementaschen, sie stimmen somit nicht mit der bei Säugetieren üblichen Zählung überein. (Nach MAURER)

tete Knorpelknötchen, bei den Amnioten um Knorpelhalbringe bzw. bei einigen Vögeln um Knorpelringe (Abb. 163 D, E, S. 221; 229, S. 302; 263 A; 264; 265).

Bei den Amphibien und einigen Reptilien liegen die Lungen unmittelbar am Ende der Trachea. Bei den meisten Amnioten teilt sich die Luftröhre jedoch in zwei Hauptbronchien.

Derivate des Kiemendarmes

Der Kiemendarm spielt in der Ontogenese bei jeder Wirbeltiergruppe als Bildungsstätte von Drüsen eine wichtige Rolle. Sie gehen hauptsächlich aus dem entodermalen Epithel des Kiemendarmes hervor (Abb. 266; 267) und liegen beim adulten Tier im Halsbereich. Thymus und Epithelkörperchen entwickeln sich aus dem Epithel

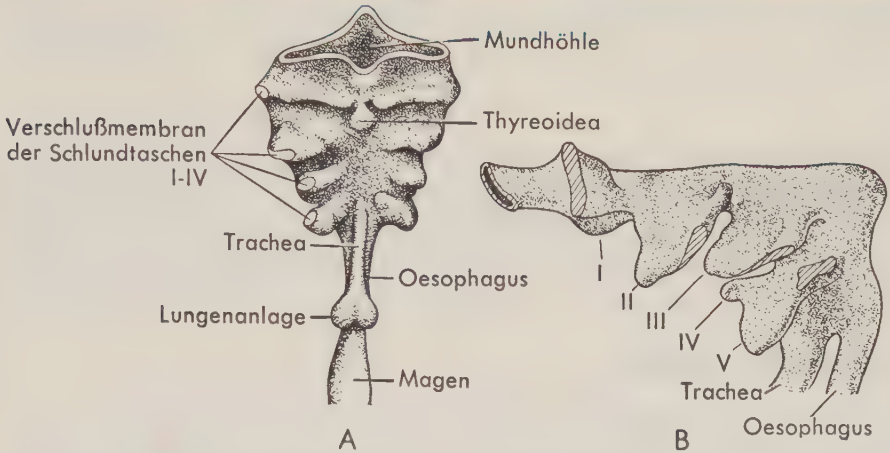


Abb. 267. A Vorderer Abschnitt des Darmrohres, Kiemendarmderivate und Lungenanlage bei einem menschlichen Embryo (5 mm) in der Ansicht von ventral (Modell); B Seitenansicht des Kiemendarmes bei einem etwas älteren Embryo (7,5 mm). Die Verschlußmembranen, welche die Kiemen- (richtiger Schlund-)taschen gegen die Oberfläche abschließen, sind schräg schraffiert. Die Kiementaschen (Schlundtaschen) sind mit römischen Zahlen bezeichnet. Spiraculäre Kiementasche (Paukenhöhle) = I. (Aus AREY)

bestimmter Schlundtaschen, sind also *branchiogene Organe*. Die Schilddrüse entsteht als *hypobranchiales Organ* am Boden des Kiemendarmes. Glandula thyreoidea und Glandulae parathyreoideae bilden Hormone und werden deshalb bei den endokrinen Drüsen abgehandelt (s. S. 534 f.). Der Thymus spielt eine wichtige Rolle bei der embryonalen Lymphocytenbildung und beim Aufbau des Immunapparates. Er wird im Abschnitt „Blutbildungsstätten“ (s. S. 399) beschrieben.

12 Verdauungssystem

Mund und Pharynx, die im vorhergehenden Kapitel besprochen wurden, sind die Vorposten des Verdauungstraktes, zu deren ursprünglicher Hauptaufgabe das Sammeln und die Aufnahme der Nahrung gehören. Der Verdauungsvorgang findet in den übrigen Abschnitten des Verdauungsrohres statt, im eigentlichen Darm. Er soll, zusammen mit seinen Derivaten – Leber und Pancreas –, in diesem Kapitel behandelt werden.

Funktionen des Darmes

Die Funktionen des Darmes lassen sich in vier Hauptaufgaben zusammenfassen:

1. *Transportfunktion.* Die einmal aufgenommene Nahrung muß entlang des „Demontagebandes“ der einander folgenden Darmabschnitte befördert und die Abbauprodukte (Abfallstoffe) müssen schließlich als Faeces abgegeben werden. Obwohl das Darmepithel bei einigen Formen Cilien besitzt, ist der Transport hauptsächlich eine Aufgabe der Visceralmuskulatur, die das Darmrohr auf seiner ganzen Länge umschließt – meist glatte Muskulatur, im Vorderdarm oft in unterschiedlicher Ausdehnung quergestreifte Muskulatur. Die Darmmuskulatur ist gewöhnlich in Schichten angeordnet (äußere Längsmuskelschicht mit vorwiegend in Längsrichtung eingestellten Muskelzellen und innere Ringmuskelschicht mit quer zur Längsrichtung angeordneten Muskelzellen; Abb. 270, S. 339). Sie wird durch das autonome Nervensystem innerviert, arbeitet aber in großem Maße unabhängig von einer zentralnervösen Kontrolle. Außerdem kann die Darmmuskulatur durch Hormone beeinflusst werden. Die wichtigste Form der Muskeltätigkeit, die einen Weitertransport des Nahrungsbreis bewirkt, ist die *Peristaltik*. Einander folgende Kontraktionen der Darmmuskulatur, die eine Verengung des Darmlumens hervorrufen, verlaufen in Wellen analwärts und schieben den Darminhalt vor sich her.

2. *Physikalische Einwirkung auf die Nahrung.* Die Nahrung kann in großen Stücken in den Verdauungstrakt gelangen. Sie müssen erst zerkleinert werden, bevor eine wirksame chemische Aufbereitung möglich ist. Hier wirken im Gegensatz zur Peristaltik rhythmische Kontraktionen der Darmmuskulatur. Dieses „Auspressen“ des Nahrungsmaterials wandelt, unter Zusatz des von Drüsenzellen des Darmepithels gebildeten Schleimes, die Nahrung in einen weichen Brei, den *Chymus*, um.

3. *Chemische Einwirkung auf die Nahrung.* Sie stellt die eigentliche Verdauung dar, den Abbau der potentiell verwertbaren „Rohmaterialien“ der Nahrung zu relativ einfachen Stoffen, die von den Körperzellen genützt werden können. Wasser und die erforderlichen Salze werden vom Darmepithel leicht resorbiert. Die anderen notwendigen Nährstoffe – einfache Zucker, Fettsäuren, Aminosäuren – gelangen im allgemeinen in Form komplexer Verbindungen in den Darm, die erst in einfachere Bausteine zerlegt werden müssen, bevor sie von den Zellen verwertet, ja sogar bevor sie von der Darmwand resorbiert und in das Blut abgegeben werden können. Dieser Abbau

erfolgt durch Enzyme, die durch die Epithelzellen des Darmes und seiner Drüsenerivate sezerniert und in das Darmlumen abgegeben werden.

4. *Resorption der Nährstoffe.* Die chemisch aufbereiteten und in einfache Baueinheiten zerlegten Nährstoffe werden von der Darmwand aufgenommen und durch den Blutstrom den Zellen des Körpers und den Speicherorten zugeführt. Zucker und Aminosäuren gelangen über die Darmvenen in das Pfortadersystem und damit zur Leber. Sie werden von dort dem Herzen und damit dem allgemeinen Kreislauf zugeleitet, die Fette kommen dagegen zum größten Teil über den Lymphweg in den Blutkreislauf.

Entwicklung des Darmes

Im fünften Kapitel wurde die bei den verschiedenen Gruppen unterschiedliche Entwicklung des Archenterons oder Urdarmes beschrieben. Bei *Amphioxus* (Abb. 69, S. 127; 79, S. 137) ist dies zunächst ein einfacher zylindrischer Sack; bei Formen mit mesolecithalen Eiern, wie etwa den Amphibien, ist der frühe Darm ähnlich gestaltet, nur wird der Darmboden durch eine Masse dotterreicher Entodermzellen beträchtlich ausgebaucht (Abb. 71, S. 130). Bei Formen mit makrolecithalen Eiern bedingt der

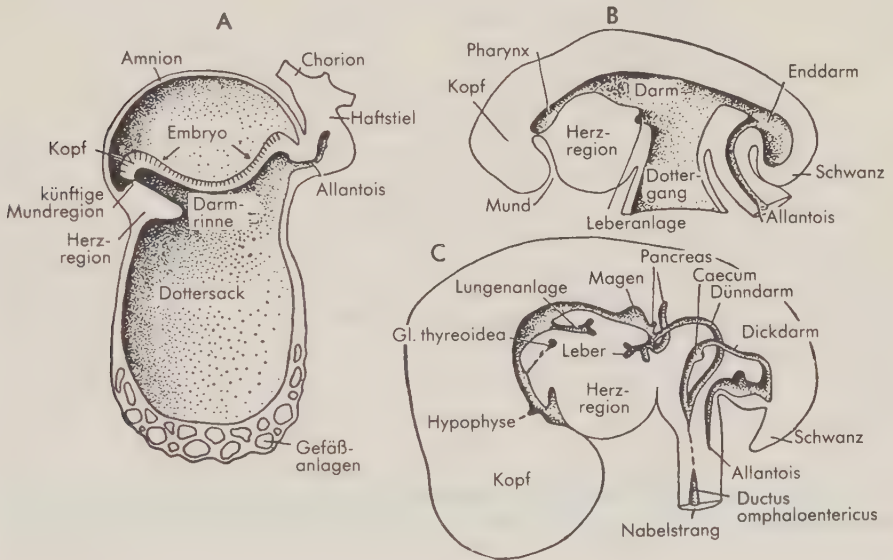


Abb. 268. Entwicklung des Verdauungstraktes beim Menschen (als Beispiel für die Säugetiere). A Menschlicher Embryo von 7 Somiten; B menschlicher Embryo, 3 mm; C menschlicher Embryo von 9 mm, vergleichbar dem in Abb. 87 (s. S. 144) dargestellten Embryonalstadium. (Nach AREY)

große Dotterreichtum eine vollständige Änderung der Frühphasen der Darmentwicklung. In den frühen Stadien bildet die Darmwand kein geschlossenes Rohr, sondern ist über dem Dotter ausgebreitet. Er kann in eine sackähnliche Erweiterung des Darmrohres eingeschlossen sein. Erst später wird der Eingang dieses Sackes verengt, und der Darm nimmt eine Röhrenform an (Abb. 76 A, B, S. 134; 84 D, E, S. 141). Die Säuger folgen, obwohl sie dotterfreie Eier besitzen, diesem Entwicklungsmuster und bilden einen Dottersack aus. Er umschließt allerdings primär keinen Dottervorrat, sondern kann höchstens selbst eine kleine Dottermenge aufbauen. Bei allen Amnioten

tritt eine zweite, weiter caudal gelegene Aussackung des Darmes auf, die Allantois, aus der später die Harnblase hervorgeht (Abb. 76 B, D, S. 134; 87, S. 144; 268; 269).

In allen Fällen nimmt der Darm jedoch schließlich die Form eines Rohres an. Bei den meisten Formen bleibt es für einige Zeit an beiden Enden geschlossen. Wie im vorigen Kapitel erwähnt, reißt die Rachenmembran relativ früh ein, und das vordere Ende des Darmrohres steht dann mit der Mundbucht in kontinuierlicher Verbindung. Caudal besitzen, wie wir gesehen haben, viele Wirbeltiertypen im Gastrulastadium eine hintere Öffnung, den Blastoporus, der annähernd dem Gebiet der Anal- oder Kloakenöffnung beim adulten Tier entspricht; doch ist bei den dotterreichen Formen

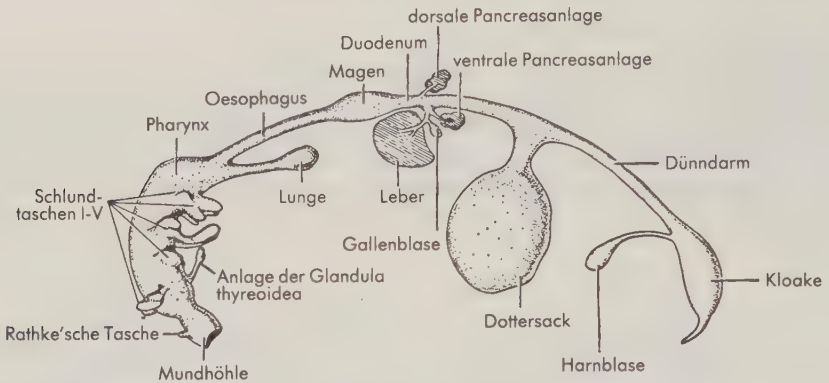


Abb. 269. Verdauungstrakt und Derivate des Darmrohres bei einem Amnioten-Embryo, ähnlich Abb. 268 D, in der Seitenansicht dargestellt. (Nach TURNER)

diese Öffnung bestenfalls vorübergehender Natur. Auf jeden Fall wird der Blastoporus bald geschlossen, so daß der Darm hinten wie vorn für einen Teil des Embryonal-daseins blind endigt. Analog zur Entwicklung des Stomodaeums am vorderen Körperende tritt hinten das *Proctodaeum* (Abb. 226, S. 300) als eine grubchenartige Einsenkung des Ektoderms unterhalb der Schwanzwurzel auf. Sie wird vom distalen Ende des Darmrohres durch die Kloakenmembran getrennt, die später verschwindet. In der Zwischenzeit kommt es zu einem starken Längenwachstum des Darmes und zur Differenzierung der einzelnen Abschnitte des adulten Organs (Abb. 268; 269). Das vorderste Teilstück, der Kiemendarm, ist bereits früher beschrieben worden. Der hinterste Abschnitt, die Kloake, ist so eng sowohl mit dem Harn- und Geschlechtssystem als auch mit dem Verdauungssystem verbunden, daß die Besprechung besser zurückgestellt wird. Zieht man diese Gebiete ab, so bleiben für die Betrachtung die Hauptabschnitte des Entodermrohres, auf die der Ausdruck „Darm“ im vorliegenden Kapitel beschränkt ist.

Gliederung des Darmes und Bau der Darmwand

Das Studium der höheren Vertebraten läßt den Eindruck aufkommen, als ob Reihenfolge und Gliederung der einander folgenden Darmabschnitte übereinstimmen und einheitlich seien – Oesophagus, Magen, Dünndarm, Dickdarm, Rectum und Anus. Dehnen wir unsere Übersicht auf die niederen Wirbeltiergruppen aus, wird das Bild unscharf (Abb. 271). Die Unterschiede zwischen Dün- und Dickdarm verlieren sich bei primitiven Vertebraten; der Oesophagus kann spurenhafte sein oder fehlen. Bei Amphioxus und den Cyclostomen bildet der postpharyngeale Darm im wesentlichen ein einfaches Rohr, die üblichen Grenzmarken fehlen fast vollständig.

Es ist jedoch möglich, bei allen Wirbeltieren zumindest zwei einander folgende Abschnitte dieses Rohres zu unterscheiden. Zwischen Magen und Darm finden wir im allgemeinen als deutliches Kriterium den *Pylorus*, eine gewöhnlich muskulär bedingte Verengung des Darmlumens, die den Zugang zum Intestinum bewacht. Aber auch in den Fällen, wo (wie bei einigen Fischen) der Pylorus schwach ausgeprägt ist oder fehlt, können wir eine Grenzlinie angeben. Der *Ductus choledochus*, der die Galle von der Leber in den Darm leitet, mündet nämlich unmittelbar hinter dem Pylorus (oder dem entsprechenden Darmabschnitt bei fehlendem Pylorus) in den Darm ein. Wir bezeichnen den vorderen Teil des Darmrohres vom Ende des Kiemendarmes bis zum Pylorus (bzw. der Einmündung des *Ductus choledochus*) als *Vorderdarm* und den anschließend folgenden Teil als *Mitteldarm* plus *Enddarm* (= Hinterdarm). Ursprünglich war anscheinend der Hinterdarm, der das Intestinum bildet, allein mit der Verdauung und der Resorption der Nahrung beauftragt und der Vorderdarm wenig entwickelt. Bei evolvierten Vertebraten hat der Vorderdarm zunehmend an Bedeutung gewonnen durch: (1) die Entwicklung eines Magens bei den meisten Wirbeltieren und (2) eine Verlängerung des Oesophagus bei den Tetrapoden.

Wenngleich die Struktur der Darmwand von Abschnitt zu Abschnitt und von

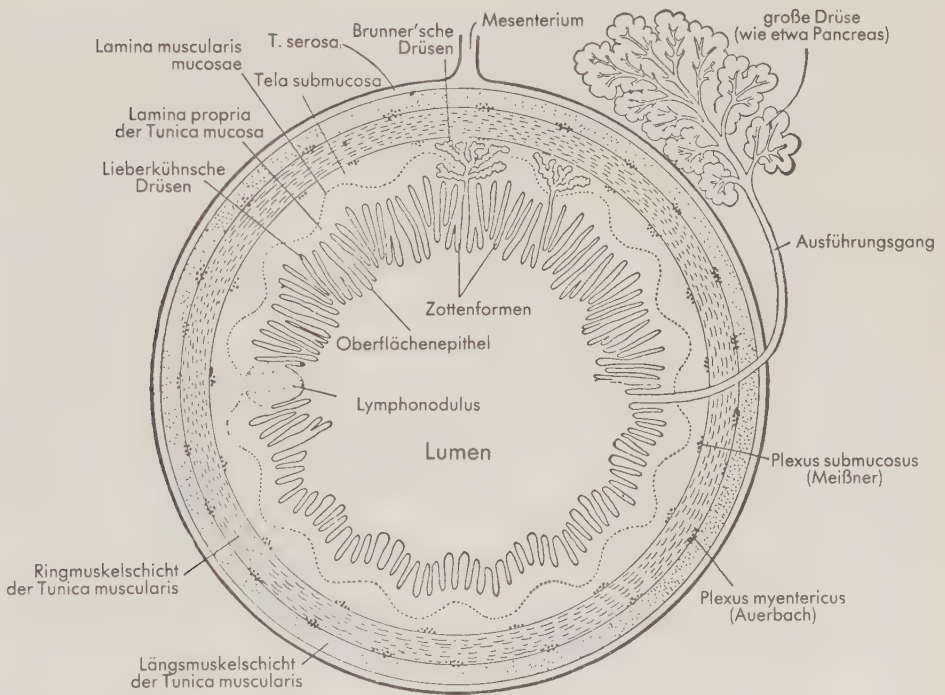


Abb. 270. Schematischer Querschnitt durch den Darm eines Säugetieres. In der oberen Hälfte der Zeichnung ist die Schleimhaut mit Zotten und verschiedenen Drüsen dargestellt. Im unteren Teil der Abbildung sind nur die Lieberkühnschen Drüsen und die Zotten angegeben. Meißnerscher und Auerbachscher Plexus (Plexus submucosus und Plexus myentericus) sind Teile des autonomen Nervensystems. Die Schleimhaut (Tunica mucosa) besteht aus einer Lamina epithelialis mucosae, einer Lamina propria mucosae und einer Lamina muscularis mucosae. Nach außen schließen sich an: Tela submucosa, Tunica muscularis (mit Ring- und Längsmuskelschicht) und schließlich die Tunica serosa. Die Brunnerschen und die Lieberkühnschen Drüsen sind charakteristische Drüsentypen des Duodenums bzw. des gesamten Intestinums der Säugetiere. (Nach MAXIMOW und BLOOM)

Form zu Form sehr variiert, so lassen sich doch an den meisten Regionen gewisse allgemeine Charakteristika des Aufbaus der Darmwand erkennen (Abb. 270). Die innere Wandschicht wird von einer Schleimhaut, der *Tunica mucosa*, gebildet. Sie besteht aus dem (entodermalen) Darmepithel (*Lamina epithelialis*) und einer Bindegewebslage, der *Lamina propria mucosae*. Von der Epithelschicht, die in vielen Abschnitten nur eine Zellschicht dick ist und im allgemeinen zahlreiche Schleimzellen enthält, werden verschiedene Drüsen gebildet, die den Darmsaft sezernieren. Unter der Schleimhautschicht, die durch die *Lamina muscularis mucosae* abgegrenzt wird, liegt die *Tela submucosa*, eine bindegewebige Verschiebeschicht, die zahlreiche Blutgefäße enthält. Die *Tunica muscularis* besteht im allgemeinen aus zwei Lagen glatter Muskulatur, einer inneren zirkulären Schicht, die das Darmlumen verengern kann, und einer äußeren Längsschicht, die lokale Verkürzungen des Darmes hervorruft. Zwischen Ring- und Längsmuskelschicht kann sich der *Plexus myentericus* ausdeh-

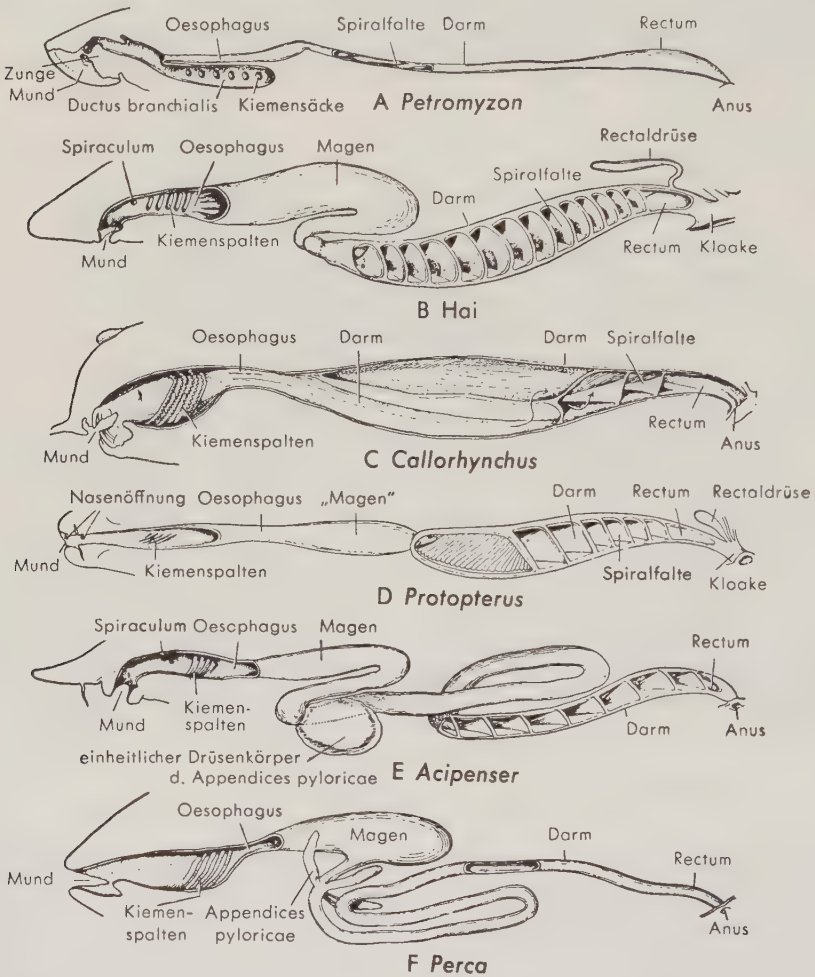


Abb. 271. Verdauungstrakt A eines Neunauges, B eines Haies, C einer Chimäre, D des afrikanischen Lungenfisches, E eines Störs, F eines Teleosteers (Barsch). Der „Magen“ von *Protopterus* besitzt keine Drüsen und stellt lediglich einen etwas erweiterten Abschnitt des Oesophagus dar. (Aus DEAN)

nen, ein autonomes Nervengeflecht, das an seinen Knotenpunkten Ganglienzellen enthält. Der größte Teil des Darmes liegt in der Peritonealhöhle des Coeloms und wird von einer *Tunica serosa* (Coelomepithel plus dünne Bindegewebslage) überkleidet.

Oesophagus

Nicht nur bei Amphioxus und den Cyclostomen, sondern bei einer beträchtlichen Zahl kieferbesitzender Fische – so den Chimären, Lungenfischen und gewissen Teleosteen – ist der ganze Vorderdarm ein einfaches Rohr, das zwischen Kiemen-

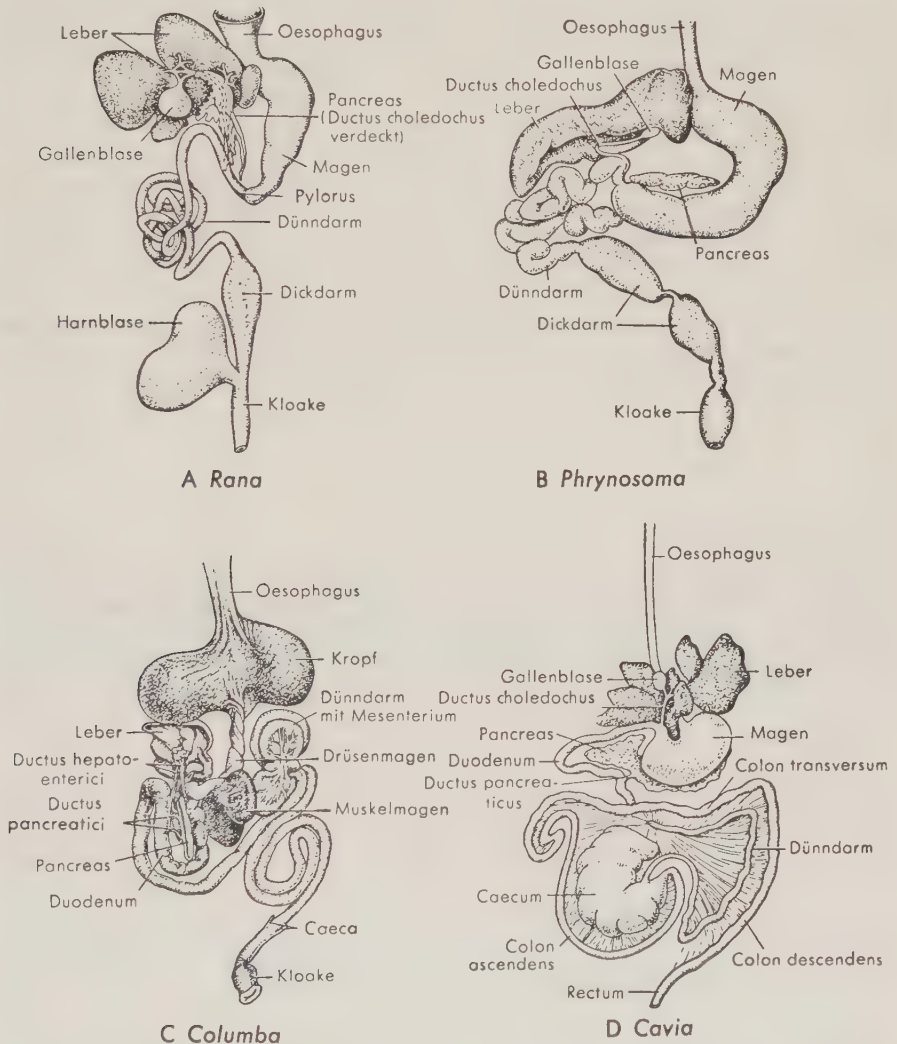


Abb. 272. Verdauungstrakt und Anhangsorgane (in der Ansicht von ventral) bei A einem Frosch, B einer Eidechse, C einem Vogel (Tauben), D einem Säuger (Meerschweinchen). Bei *Columba* fehlt eine Gallenblase. Die beiden von der Leber zum Duodenum führenden Gallengänge werden als Ductus hepatoenterici bezeichnet. (A nach GAUPP; B nach POTTER; C nach SCHIMKEWITSCH)

darm und Intestinum eingeschoben ist (Abb. 271 A, C, D). Obwohl aus diesem Rohre bei progressiveren Vertebraten sowohl Speiseröhre als auch Magen hervorgehen, sei hier – da bei den genannten Formen ein abgrenzbarer Magen fehlt – der ganze ungliederte Vorderdarm als Oesophagus bezeichnet. Bei allen anderen lebenden Fischen – bei den Elasmobranchiern und den meisten Strahlflossern – bleibt infolge der Ausbildung eines Magens der Oesophagus nur als ein kurzer und wenig deutlich abgegrenzter Abschnitt des Vorderdarmes erhalten. Bei den Tetrapoden führen jedoch die Verkürzung des Kiemendarmes (mit dem Verlust der Kiemenatmung) und die damit einhergehende Entwicklung eines Halses von oft beträchtlicher Länge zur Ausbildung einer eindeutig definierten Speiseröhre. Nur ausnahmsweise hat der Oesophagus eine andere Aufgabe als die des Nahrungstransportes. Abgesehen von Schleimzellen sind Drüsen wenig entwickelt. Das Epithel ist im allgemeinen mehrschichtig, doch sind in einigen Fällen, auch beim adulten Tier, Cilien vorhanden (bei einigen Elasmobranchiern, Amphibien und Reptilien). Die kräftige Muskelschicht besteht bei den meisten Vertebraten aus glatter Muskulatur, doch ist bei vielen Fischen und dann wieder bei den Säugetieren (insbesondere bei den Ruminantia) quergestreifte Muskulatur vorhanden, die allerdings visceraler Abkunft ist (s. S. 285). Auf zwei ungewöhnliche Bildungen sei noch hingewiesen. Bei den Neunaugen ist, wie wir gesehen haben, der Kiemendarm in zwei Etagen unterteilt. Der untere Abschnitt des Rohres, der „*Ductus branchialis*“, wird zu einem blind endigenden Gang, der zu den inneren Kiemenöffnungen führt; der obere Rohrabschnitt verbindet Mundhöhle und Darmrohr, so daß ein stark verlängerter „Oesophagus“ entsteht (Abb. 253 B, S. 323; 271 A). Bei Vögeln entwickelt sich im Halsbereich des Oesophagus ein dehnbarer Sack, der *Kropf* (Abb. 272 C). Er dient als temporärer Speicher für Körner und andere Nahrung und sondert (durch Umwandlung oberflächlicher Epithelzellen in Sekret) bei den Tauben eine milchige Substanz ab, mit der die Jungen gefüttert werden.

Magen

Obwohl wir – in unserer Vorstellung – im Magen einen regelhaften Bestandteil des Darmrohres sehen, fehlt er nicht nur bei Amphioxus, sondern bei einer Reihe verschiedenartiger Fische – Cyclostomen, Chimären, Lungenfischen und einigen Teleosteen. Bei allen anderen Vertebraten ist ein Magen vorhanden und erfüllt drei Aufgaben: Speicherung der Nahrung vor Eintritt in das Intestinum, physikalische Behandlung dieser Nahrung und beginnende chemische Aufbereitung der Eiweißkörper der Nahrung. Bei ancestralen Vertebraten wurden – wie heute bei Fischen mit fehlendem Magen – die beiden letztgenannten Aufgaben vom Intestinum allein durchgeführt. Die ursprüngliche Funktion des Magens, als er in der Stammesgeschichte erstmals ausgebildet wurde, bestand nur in einer Speicherung der Nahrungsmengen, die nicht alle auf einmal im Intestinum untergebracht werden konnten. Eine derartige Situation trat wohl erstmals auf, als sich aus frühen Nahrungsstrudlern räuberische, kiefertragende Formen entwickelten – wie etwa die Haie –, die große Nahrungsstücke in großen Mengen in unregelmäßigen Zeitabständen verschlangen. So wurde ein Behälter notwendig, in dem die Nahrung gespeichert und zerkleinert werden konnte. Die Produktion von Verdauungsfermenten durch Magendrüsen war wahrscheinlich ein „nachträglicher Einfall“ in der Phylogenese.

Was die äußere Gestalt des Magens anbelangt (Abb. 271–273), so können wir als Haupttyp etwa die Magenform bezeichnen, wie sie bei zwei in der Stammesgeschichte so entfernten Gruppen auftritt, den Haien und dem Menschen. Am Ende des Oesophagus biegt das Darmrohr nach links aus, „steigt ab“ und erweitert sich in diesem Hauptteil des Magens zu einem Sack. Der Endabschnitt des Magens ist nach rechts gerichtet und „steigt auf“ zum Pylorus. Er bildet so die Form eines mehr oder

minder steil gestellten J. Den an den Oesophagus anschließenden Anfangsteil des Magens bezeichnet man als *Cardiaregion*, den erweiterten Mittelteil als *Fundus* und den distalen Abschnitt als *Pylorusregion*. Verständlicherweise kann die Magenform beim toten, seziierten Tier von der im lebenden Zustand deutlich abweichen, und am „arbeitenden“ Magen können von Augenblick zu Augenblick erhebliche Formveränderungen auftreten (Abb. 274).

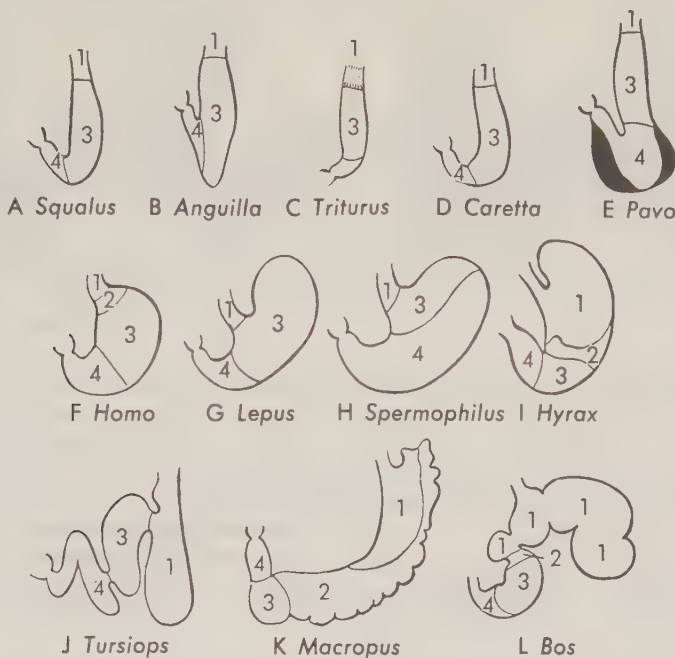


Abb. 273. Form des Magens und Anordnung der verschiedenen Epithelareale (Topik der Schleimhautbezirke) bei A einem Hai, B einem Teleosteer (Aal), C einem Molch, D einer Schildkröte, E einem Vogel (Pfau) – die verdickte Wand des Muskelmagens ist als schwarzes Feld angegeben –, F Mensch, G Hase, H Ziesel, I Klippschliefer, J Tümmler (Wal), K Riesenkänguruh, L Rind. 1 = Oesophagaler Typ des Epithels (in C bewimpert), das sich – vor allem bei den Säugern – in den Magen vorschieben kann; 2 = Cardiatyp des Epithels (kommt nur bei Säugern vor); 3 = Fundustyp des Epithels; 4 = Pylorustyp des Epithels. (Nach PERNKOPF)

Von besonderer Bedeutung ist die Art der Epithelauskleidung in den verschiedenen Magenabschnitten. Schleimproduzierende Zellen sind überall vorhanden. Im Anfangsteil des Magens kann ein *oesophagaler Typ* des Epithels nachweisbar sein; dieses Gebiet ist wahrscheinlich vom Oesophagus „geborgt“. Allein bei Säugern kann proximal ein überleitender *Cardiatyp* des Epithels auftreten, der Drüsen enthält, deren chemische Bedeutung allerdings gering ist. Der *Fundustyp* des Epithels (Abb. 275) ist durch die Anwesenheit zahlreicher tubulärer Drüsen charakterisiert, die gewöhnlich zwei Zelltypen enthalten, die sogenannten *Hauptzellen* und die *Belegzellen*. Die Hauptzellen produzieren das *Pepsin*, ein eiweißspaltendes Ferment. Die Belegzellen liefern die *Salzsäure* und erzeugen hierdurch ein für die Wirkung des Pepsins günstiges saures Milieu. Das Pylorusepithel ähnelt dem der Cardiaregion und weist zahlreiche, verzweigte, schlauchförmige Drüsen auf. Schleimbildende Zellen sind in allen Abschnitten vorhanden, und die Muskelwand ist meist recht kräftig.

Hinsichtlich der Magenform sowie der Anordnung und Verteilung der verschiede-

nen Epitheltypen bestehen zahlreiche Varianten (Abb. 273). Die Areale gleichartig differenzierten Epithels stimmen nicht notwendigerweise mit der Ausdehnung der aufgrund äußerer gestaltlicher Ähnlichkeit gleichbenannten Abschnitte des Magens überein. So sind z.B. der Magen des Menschen und des Ziesels in ihrer Form sehr ähnlich, unterscheiden sich aber wesentlich in der Verteilung der Epitheltypen (Abb. 273 F, H). Bei den meisten Vertebraten besitzt der Magen eine verhältnismäßig

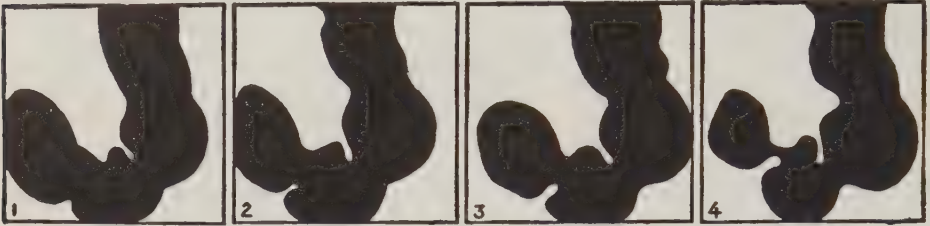
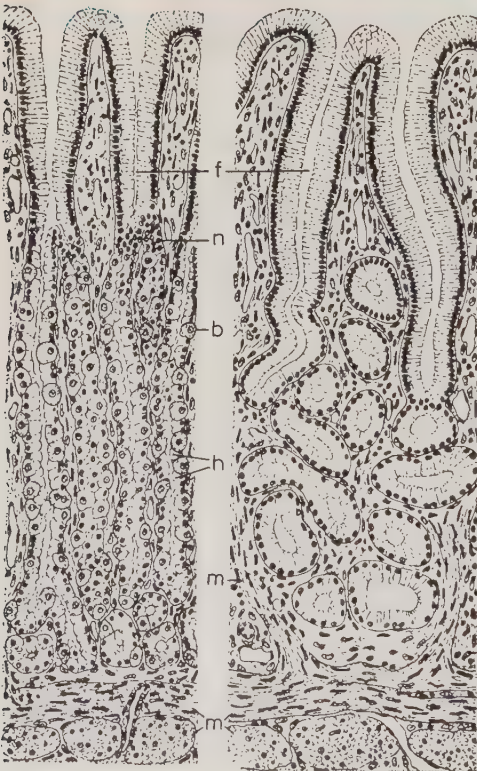


Abb. 274. Röntgenreihenaufnahmen des menschlichen Magens in verschiedenen Zeitabständen nach der Nahrungsaufnahme. Die peristaltischen Einschnürungen liegen jeweils an verschiedener Stelle, die Magenform ändert sich bei der Verdauungstätigkeit des Magens (Nach COLE, aus FULTON)

einfache Gestalt. Er kann einer gestreckten, zigarrenförmigen Röhre gleichen, wie wir bei einer Vielzahl von Fischen und Amphibien sowie bei den Eidechsen beobachten, oder eine Haken- oder V-Form aufweisen, wobei im Fundusbereich ein scharfer Knick auftritt (bei den meisten Teleosteen). Bei Vögeln und Krokodilen ist der distale Magenabschnitt zu einem starkwandigen *Muskelmagen* (Abb. 272 C; 273 E) spezialisiert, in den kleine Steine aufgenommen werden können. Sie wirken als



Mahlsteine, die funktionell die bei den Vögeln verlorengegangenen Zähne ersetzen. Unter den Säugern sind bei den wiederkäuenden artiodactylen Ungulaten – wie Kuh, Schaf, Ziege, Hirsch usw. – vier voneinander verschiedene Magenabschnitte vorhanden (Abb. 276). Die ersten beiden – *Rumen* (Pansen) und *Reticulum* (Netzmagen) – sind Speichertaschen

Abb. 275. Links: Schnitt durch die Magenschleimhaut eines Säugetieres in der Fundusregion. Die Fundusdrüsen münden in die Magengrübchen, Foveolae gastricae (f). Im Drüsenhals sind vor allem schleimproduzierende (mukoide) Nebenellen (n) vorhanden. Im Mittelstück finden wir zusätzlich in großer Zahl Belegzellen (b), die Salzsäure bilden, und kleinere Hauptzellen (h) mit basophilen Granula, die Pepsin liefern. Im Drüsengrund überwiegen die Hauptzellen. m = glatte Muskelzellen. Rechts: Schnitt durch die Magenschleimhaut in der Pylorusregion. In die Foveolae gastricae münden die aufgeknaulerten Pylorusdrüsen, deren mukoide Zellen Schleim produzieren. (Nach WINDLE, Text-book of Histology)

(*Sammelmagen*), wo die vegetabilische Nahrung unter Zusatz von Wasser (aus dem Netzmagen) durch die Tätigkeit der Muskelwände zu einem leichter zu bearbeitenden Brei geknetet wird und der Einwirkung von Mikroorganismen ausgesetzt ist. Sie bauen die schwer aufschließbare pflanzliche Nahrung ab, führen insbesondere eine Vergärung der Zellulose herbei und setzen einige Vitamine frei. Bei der bakteriellen Fermentation der Zellulose (und anderer Kohlenhydrate) entstehen vor allem flüchtige Fettsäuren, die zu einem erheblichen Teil bereits im Rumen resorbiert werden. In aller Ruhe regurgitiert das Tier die so vorbereitete Nahrung, kaut sie erneut und

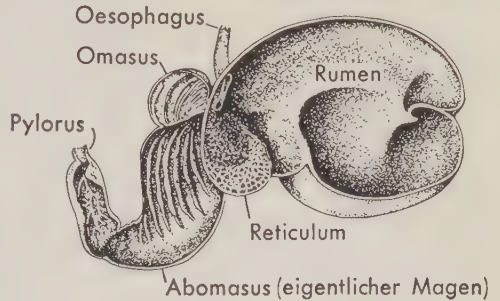


Abb. 276. Magen eines Schafes (Innenfläche der dorsalen Wand). Darstellung der vier für die höheren Ruminantier charakteristischen Magenabschnitte. (Nach PERNKOPF)

gründlich – *Rumination* – und führt sie dann über Pansen und Netzmagen nach und nach dem *Omasus* (Psalter, Blättermagen) zu, wo das Wiedergekäuete zerrieben und die Flüssigkeit ausgepreßt wird. Schließlich gelangt der Nahrungsbrei zum Endabschnitt des vierkammerigen Magens, dem *Abomasus* (Labmagen), wo die chemische Aufbereitung beginnt (Abb. 273 L). Hier allein sind die drei für den Säugermagen charakteristischen Epitheltypen vorhanden. Pansen, Netzmagen und Psalter gehören somit nicht zum eigentlichen Magen, sondern sind besondere Differenzierungen seines proximalen Anteils (oder des distalen Oesophagusendes). Pansen und Netzmagen sind im übrigen bei den Wiederkäuern ähnlich wie der Oesophagus von einem mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, das verhornt ist.

Intestinum

Die entscheidenden Vorgänge des eigentlichen Verdauungsprozesses laufen normalerweise in Mittel- und Enddarm ab – dem unterschiedlich gebauten Intestinum (Abb. 271, S. 340; 272, S. 341; 277; 278). Die vorderen Abschnitte des Verdauungstraktes dienen dem Transport, der Speicherung und der Präparation der Nahrung. **Im Intestinum dagegen erfolgen die meisten – und ursprünglich alle – chemischen Vorgänge der Verdauung. Hier allein vollzieht sich der entscheidende Schlußschritt, die Resorption der Nährstoffe.**

Bei allen rezenten Vertebraten teilt sich das Intestinum mit anderen Organen des Verdauungstraktes in die Produktion der Verdauungsfermente. **Viele werden in einer besonderen Drüse, dem Pancreas, gebildet, das sich vom Darm aus entwickelt hat.** Bei den meisten Wirbeltieren erfolgt im Magen die Sekretion von Pepsin, und selbst die Speicheldrüsen beteiligen sich an der Fermentproduktion und liefern Ptyalin als kohlenhydratspaltendes Enzym. Trotzdem behält das Intestinum selbst eine große Bedeutung für die Enzymbereitung, da eine Reihe von Fermenten von zahllosen kleinen Drüsen sezerniert wird, die in die Darmwand eingebettet sind, und bis zu einem gewissen Maße auch von Zellen des Oberflächenepithels selbst. Vom Epithel der Darmschleimhaut werden auch Hormone gebildet, die auf dem Blutweg Pancreas, Darmdrüsen und Gallenblase zur vermehrten Sekretabgabe bzw. Entleerung veranlassen. Für das einschichtige prismatische Epithel des Mitteldarmes – und etwas weniger ausgeprägt auch des Enddarmes – steht die Resorption der Stoffe im Vordergrund, die aus der Nahrung durch die Verdauungsfermente aufbereitet wurden. Ist einmal die

Epithelwand passiert, so werden diese Nährstoffe in Blut- und Lymphkapillaren abgegeben, mit denen der Darm reich versorgt ist.

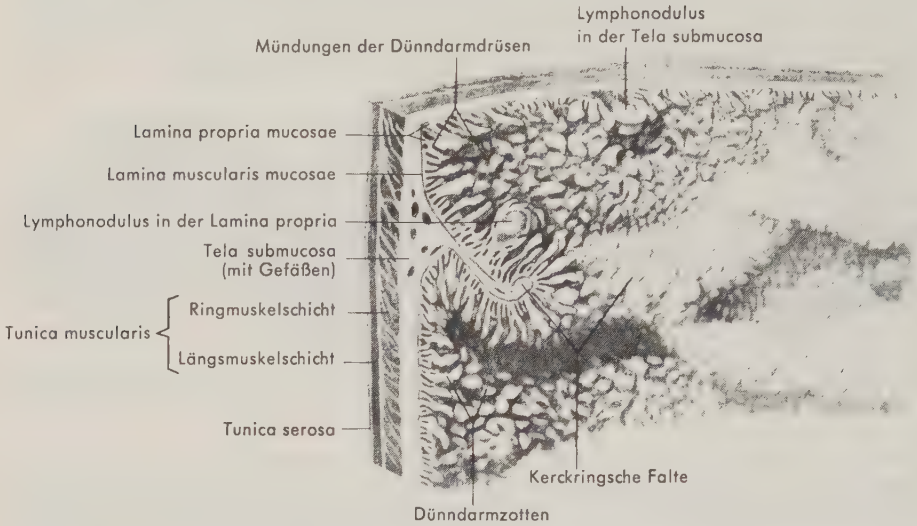


Abb. 277. Schleichhautrelief und Wandstruktur in einem Dünndarmabschnitt eines Säugetieres. (Aus MAXIMOW und BLOOM, nach BRAUS)

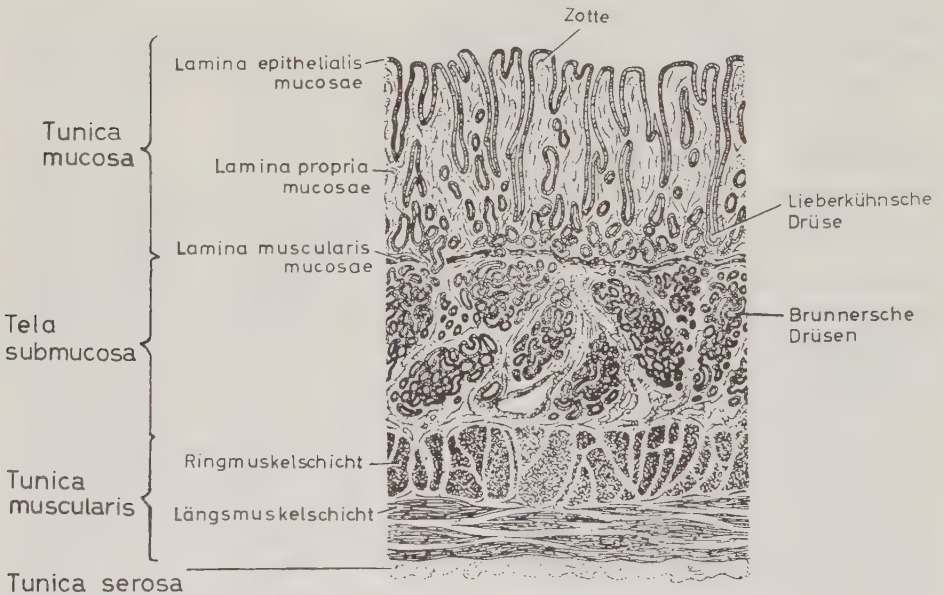


Abb. 278. Längsschnitt durch die Wand des Duodenums eines Säugetieres. Dicht gedrängt ragen die Darmzotten in das Darmlumen, während sich die Lieberkühnschen Drüsen in die Lamina propria mucosae einsenken. Die Lamina muscularis mucosae grenzt die Schleimhaut gegen die Tela submucosa ab, in der die (mukoiden) Brunnerschen Drüsen gelegen sind. Die Tunica muscularis wird von einer inneren Ringmuskelschicht und einer äußeren Längsmuskelschicht gebildet und von einer Tunica serosa überzogen, die an die Peritonealhöhle grenzt. (Nach YOUNG, The Life of Mammals)

Für eine wirkungsvolle Resorption ist eine ausgedehntere Epithelfläche erforderlich, als ein gerades, glattwandiges Darmrohr liefern kann. Einrichtungen, welche die Oberfläche vergrößern, wurden bei allen Wirbeltieren geschaffen, insbesondere für große Formen, weil hier das Verhältnis von resorbierender Oberfläche und Körpermasse, für die Nährstoffe aufgenommen werden müssen, besonders ungünstig ist. Veränderungen der Flächengröße durch strukturelle Verbesserungen der Darmwand sind in drei Größenstufen erfolgt: (1) Von mikroskopischer Größenordnung sind zahllose kleine Mucosafalten, die ursprünglich wohl ein Netzwerk feiner Leisten bildeten, aber bei Säugetieren im allgemeinen in Form einer Vielzahl kleiner, fingerförmiger *Zotten*, *Villi intestinales*, auftreten (Abb. 277; 278). **Schleimhautleisten oder -zotten sind bei allen Vertebraten vorhanden.** (2) In zahlreichen Fällen können etwas größere Falten ausgebildet sein, an deren Aufbau sich außer der Tunica mucosa auch die Tela submucosa beteiligt (z. B. die Kerckring'schen Falten der Säugetiere, Abb. 277). (3) Es kommt zu wesentlichen Umbauten, die eine bedeutsame Zunahme der Darmoberfläche bewirken. **Zwei Veränderungen sind besonders erwähnenswert: der für primitive Vertebraten charakteristische Spiraldarm und die Verlängerung des schlanken, aber langen Intestinums durch eine ausgedehnte Schlingenbildung bei Teleosteen und Tetrapoden.**

Spiraldarm

Bei Vertretern einer jeden großen Gruppe der Fische treffen wir auf einen Darmtyp, der anscheinend für die Wirbeltiere primitiv ist – den *Spiraldarm* (Abb. 23, S. 55; 26, S. 58; 31, S. 63; 271, S. 340). **Er ist bei allen Knochenfischen ausgebildet, ausgenommen die Teleosteer.** Besonders typisch ausgeprägt ist der Spiraldarm bei den Elasmobranchiern, bei denen der Darm nicht in Dünndarm und Dickdarm unterteilt ist. Mit Ausnahme eines kurzen proximalen Rohres, das ihn mit dem Magen verbindet, und eines kurzen Rectumteils (wo eine fingerförmige *Rectaldrüse* bei den Haien Natriumchlorid sezerniert) ist der Hinterdarm in ganzer Länge Spiraldarm. Er gleicht einem großen, zigarrenförmigen Körper, der von vorn nach hinten nahezu durch die ganze Länge der Peritonealhöhle verläuft. Seine Binnenstruktur ist kompliziert. Zusätzlich zu den kleineren Schleimhautfalten wird die innere Oberfläche des Darmrohres durch eine *Spiralfalte* vergrößert – einer aus Epithel und Bindegewebe gebildeten Falte (an deren Aufbau bei den Chimären auch ein Teil der Ringmuskelschicht beteiligt ist). Sie verläuft in Spiralform von dem einen Ende des Darmes zu dem anderen, vergleichbar einem großen Zimmermannsbohrer, der in eine Röhre eingeschlossen ist. Bei einer kleinen Gruppe der Haie, den sogenannten Rollfaltenhaien (dazu gehört z. B. *Carcharias*), hat die Spiralfalte eine andere Form, die jedoch im Hinblick auf die Flächenvergrößerung gleich wirkungsvoll ist. Die Basis der Falte dreht sich hier wenig und ist deshalb relativ kurz. Die Spiralfalte selbst ist jedoch sehr hoch und zu einer großen Schnecke eingerollt, die in der Längsrichtung des Darmes verläuft. In jedem Fall wird die innere Darmoberfläche stark vergrößert. Die Cyclostomen verhalten sich nicht einheitlich. Während bei den Neunaugen eine leicht spiralisierte Leiste längs der Darmwand zieht, die einer Spiralfalte entsprechen mag, fehlt bei den Schleimfischen selbst diese Leiste.

Intestinum der höheren Vertebraten

Obwohl unter den Knochenfischen die Dipnoer und die niederen Strahlflosser die Einrichtung eines Spiraldarmes beibehielten, haben sie die Teleosteer einerseits und die Tetrapoden andererseits zugunsten einer neuen Konstruktion des Hinterdarmes aufgegeben, bei der vor allem der Mitteldarm zu einem schlanken Rohr ohne große

innere Falten wird (Abb. 271 F, S. 340; 272, S. 341), das jedoch zum Ausgleich außerordentlich verlängert sein kann. Bei den Teleosteen stellt dieses Rohr in dem größten Teil seiner Länge eine hochaktive Verdauungsregion dar, jenseits der ein kurzer Enddarmabschnitt (vergleichbar dem Colon der Landwirbeltiere) zum Anus führt. Eine Sonderbildung der Teleosteer sind die *Appendices pyloricae*, (bis zu 900) Taschen am proximalen Ende des Intestinums, in die Chymus eindringen und dort resorbiert werden kann.

Beim Wirbeltierembryo steht das Darmrohr durch ein gerades, einfaches dorsales Mesenterium mit der hinteren Leibeswand in Verbindung. Bei der Schlingenbildung des Darmes erfährt dieses Gekröse vielfältige Veränderungen, verlängert sich an seinem darmnahen Rand, findet neue, sekundäre Anheftungsstellen an der dorsalen Coelomwand und verwächst in unterschiedlichem Maße mit ihr (Abb. 221, S. 295; 224, S. 297).

Sowohl bei den Teleosteen als auch bei den Tetrapoden treten von Form zu Form außerordentlich große Unterschiede in der Länge des Darmrohres und infolgedessen in der Größe der Resorptionsfläche auf. Zwei Faktoren beeinflussen die Darmlänge: Ernährungsweise und Körpergröße. Pflanzennahrung enthält oft eine große Menge kompliziert gebauter Kohlenhydrate, die schwer zu verdauen und aufzunehmen sind. Deshalb ist der Darm im allgemeinen bei Herbivoren länger als bei Carnivoren. Was die Unterschiede anbetrifft, die sich aus der Größe der Tiere ergeben, so stoßen wir hier wieder auf die Frage der Volumen-Oberflächen-Beziehungen. Mit zunehmender Körpergröße steigt das Körpervolumen, das ernährt werden soll, schneller an (dritte Potenz) als die Resorptionsfläche des Darmes (die in der zweiten Potenz anwächst). Es ist also ein disproportioniertes Längenwachstum des Darmes notwendig, wenn die Größe der resorbierenden Fläche den an sie gestellten Forderungen gerecht werden soll. Von den Teleosteen bis zu den Säugern haben die kleinen Fleischfresser meist den kürzesten Darm, die großen Herbivoren den längsten.

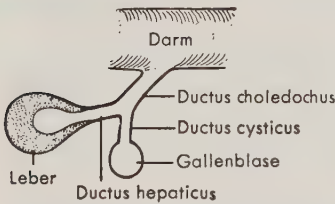


Abb. 279. Schematische Darstellung eines frühen Stadiums der Entwicklung der Leber und der extrahepatischen Gallenwege.

Bei keinem Tetrapoden läßt sich irgendeine Spur einer Spiralfalte nachweisen. Der Mitteldarm besteht einheitlich aus einem schlanken *Dünndarm*, der in unterschiedlichem Maße in Schlingen gelegt ist – im allgemeinen ist die Schlingenbildung bei Vögeln und Säugern viel komplizierter als bei den niederen Tetrapoden. Der Dünndarm ist der Hauptort der Verdauung und der Resorption. Bei den Säugern werden Teilabschnitte des Dünndarms unterschieden, doch sind die sie kennzeichnenden differenten Strukturmerkmale nicht immer so deutlich ausgeprägt wie beim Menschen. Bei den Mammalia mündet der Dottergang (s. Abb. 268, S. 337) in einen Dünndarmabschnitt, der beim adulten Tier zum Ileum geworden ist. Gelegentlich kann als individuelle Variante ein kurzes, blind endigendes Stück des Ductus omphaloentericus, ein *Meckelsches Divertikel*, erhalten bleiben, das beim Menschen manchmal die Aufmerksamkeit des Chirurgen erfordert.

An den Dünndarm schließt sich als Enddarm bei niederen Tetrapoden gewöhnlich ein kurzer, aber weitlumiger Abschnitt an, der zumindest in weitestem Sinne dem Colon oder *Dickdarm*, dem bei den Säugetieren hochentwickelten Enddarmabschnitt,

homologisiert werden kann. Die Grenze beider Darmabschnitte wird durch eine Klappe, die *Valva ileocaecalis*, markiert. Häufig ist bei niederen Tetrapoden eine kleine Aussackung am proximalen Colonende vorhanden. Bei Amnioten wird sie zu dem variabel entwickelten *Caecum*, das beim Menschen und verschiedenen anderen Formen in die *Appendix vermiformis* ausläuft. Embryonal liegt das Caecum bei den meisten Säugern ventral in der Medianebene, bei den Reptilien dorsal, bei den Vögeln als paarige Bildung beiderseits des Enddarmes. Der Appendix wird manchmal eine evolutive Bedeutung zugeschrieben. Doch besteht hierfür kein begründeter Anlaß. Das Colon ist, sofern gut ausgebildet, nicht lediglich ein Sammelplatz für die Faeces bis zur Entleerung. Es stellt vielmehr ein terminales Verdauungsareal dar, wo Bakterien, die in Colon und Caecum überreich vorhanden sind, einen letzten Angriff auf die Zellulose oder andere schwer verdauliche Kohlenhydrate führen können und wo eine bestimmte Menge Wasser und auch andere Stoffe resorbiert werden. Bei den niederen Tetrapoden und den Vögeln öffnet sich das Intestinum distal in die Kloake; bei typischen Säugern geht das kurze *Rectum*, das zum Anus führt, zum Teil aus der embryonalen Kloake hervor.

Leber

Zum Abschluß dieses Kapitels wollen wir zwei Organe behandeln, *Leber*, *Hepar*, und *Bauchspeicheldrüse*, *Pancreas*, die in der Ontogenese vom Darmepithel aus angelegt werden. Ihre Bedeutung besteht einmal darin, daß die von ihnen gelieferten Sekrete für die Aufbereitung der Nahrung und die Resorption der Nährstoffe (Fettsäuren) eine wichtige Rolle spielen, und sie andererseits in entscheidendem Maße am Stoffwechselgeschehen beteiligt sind.

Amphioxus besitzt eine sackähnliche Ausbuchtung des Darmes (Abb. 4, S. 24) in einer ähnlichen Position wie die Leber der Wirbeltiere, jedoch ist die Homologie etwas zweifelhaft. Eine große Leber ist allgemein bei allen echten Vertebraten vorhanden. Sie entsteht ontogenetisch als Ausbuchtung des Darmes unterhalb des Magens, wächst in das ventrale Mesenterium ein, dehnt sich nach vorn aus, heftet sich an das Septum transversum (caudal vom Herzen) an und vergrößert sich dann nach dorsalwärts in die Leibeshöhle. Der zwischen Leber und Magen-Duodenum erhaltene gebliebene hintere Abschnitt des vorderen Mesenteriums wird bei den Säugern als *Omentum minus*, das zwischen Leber und vorderer Coelomwand gelegene Teilstück als *Lig. falciforme* bezeichnet.

Die Leber besitzt keine konstante Form und braucht sie auch nicht; denn ihre eigentliche Funktion ist nur an eine zweckvolle innere Struktur und eine ausreichende Größe des Organs gebunden. Im allgemeinen liefert, wie erwähnt, das Entoderm nur die dünne Epithelauskleidung der Darmwand und das Epithel der Darmdrüsen; bei der Leber jedoch (und in etwas geringerem Maße auch bei der Bauchspeicheldrüse) steht der vom Entoderm gebildete Anteil der Gesamtmasse des Organs weit im Vordergrund.

Die Aufgabe der Leber besteht ursprünglich in der Absonderung eines Drüsensekretes für den Darm. Bei dem adulten Wirbeltier tritt heute diese Funktion der Leber gegenüber ihrer Tätigkeit als Stoffwechselorgan zurück. Phylogenetisch hat sich die Leber jedoch wohl sicher als exokrine Drüse entwickelt, und auch bei den heutigen Vertebraten besitzt sie in ihrer frühen Embryonalentwicklung die Struktur einer Drüse (Abb. 226 A, S. 300; 268 A, S. 337; 269, S. 338). Sie bleibt, wenngleich sie sich vom Darm entfernt und im vorderen Abschnitt des Bauchraumes ausdehnt, stets mit dem Darmrohr durch ein Gangsystem verbunden. Die Leberzellen sezernieren eine Flüssigkeit, die *Galle*, die z. T. aus Abbauprodukten besteht, aber bestimmte Salze enthält, die für die Fettverdauung von Wichtigkeit sind. Dieses Sekret wird in dünnen,

zwischen den Leberzellen gelegenen Gallenkapillaren gesammelt und schließlich über den *Ductus hepaticus* (Abb. 279) abgeleitet. Die Galle kann in einer *Gallenblase* gespeichert werden, die gewöhnlich (aber nicht immer) an einem Seitenzweig des Gallenganges, dem *Ductus cysticus*, entsteht. Lebergalle und Blasengalle gelangen über einen gemeinsamen Ausführungsgang, den *Ductus choledochus*, zum Darm. Bei den Neunaugen, vielen Vögeln und manchen Säugetieren fehlt eine Gallenblase.

Die Hauptaufgabe der unzähligen Leberzellen steht jedoch nicht mehr unmittelbar mit der Verdauung in Verbindung, sondern betrifft die Behandlung und die Verarbeitung der aus dem Darm resorbierten Nährstoffe. Ein wichtiger Teil der Tätigkeit der Leberzellen besteht in einer Speicherung, besonders der Kohlenhydrate in Form des

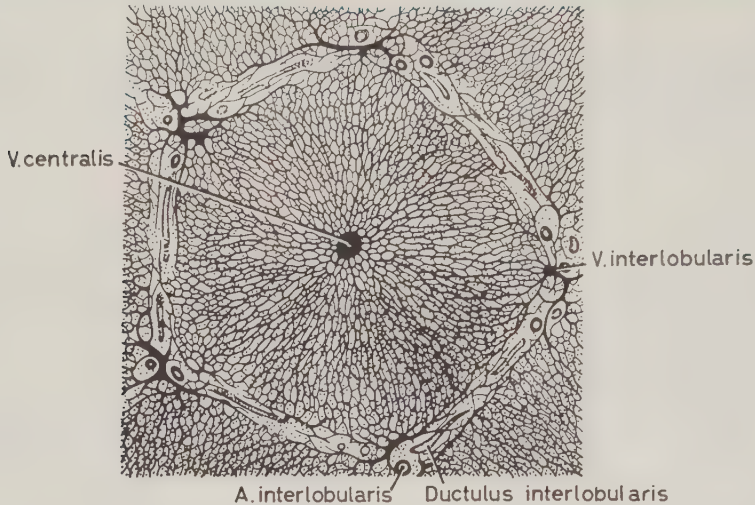


Abb. 280. Schnitt durch die Leber eines Säugetieres. Ein Leberläppchen ist in ganzer Ausdehnung quer getroffen. Die Lebersinusoiden sind von der Pfortader aus (über die Vv. interlobulares) injiziert (schwarz). Sie führen das Blut der V. centralis (in der Mitte des Läppchens) zu. Die Aa. interlobulares, deren Aufzweigungen ebenfalls in die Lebersinusoiden münden und sauerstoffreiches Blut zuleiten, sowie die Ductuli interlobulares sind in den Glissonschen Dreiecken und den interlobulären Septen getroffen. (Nach YOUNG, The Life of Mammals)

Glykogens sowie der Fette (z. B. beim Kabeljau). Ferner wirken sie als komplizierte chemische Fabriken, die dem Körper als Ganzes dienen. Proteine können hier synthetisiert werden, Fette in ihrer Zusammensetzung geändert, Eiweiße und Fette in Kohlenhydrate umgewandelt werden, und Stickstoffabbauprodukte – wie Ammoniak – werden in weniger schädliche Stoffe – wie Harnstoff und Harnsäure – übergeführt. Wegen ihrer Hauptaufgaben als Depotstelle und „Fabrikations“stätte ist die Leber an einer „Hauptverkehrslinie“ des Kreislaufsystems gelegen. Wie später beschrieben (s. S. 418), treten alle Darmvenen, deren Blut resorbierte Nährstoffe enthält, zu einem Leberpfortadersystem zusammen. Das Blut durchströmt das Lebergewebe in zahlreichen, weiten Blutkapillaren (Sinusoiden, Abb. 280), bevor es über die Vv. hepaticae in die hintere Hohlvene, und damit in den allgemeinen Körperkreislauf, gelangt. Die Leberzellen haben so die Gelegenheit, aus den Sinusoiden Nährstoffe, die neu in den Körper aufgenommen wurden, zum Zwecke der Speicherung oder Umarbeitung auszuwählen und aufzunehmen.

Da die Stoffwechselfunktion über die sekretorische Tätigkeit der Leber dominiert,

ist die Feinstruktur der Leber mehr auf die Beziehungen des Lebergewebes zu den Blutgefäßen als zu den Ausführungsgängen des Sekretes ausgerichtet. Der Feinbau der Leber wechselt von Gruppe zu Gruppe und ist ob der oft komplizierten Anordnung der Leberzellen nicht immer leicht verständlich. Die Baueinheiten der Säugetierleber sind kleine Läppchen, *Lobuli*, von mikroskopischer Größe, die von Leberzellbalken aufgebaut und von einer mehr oder minder ausgeprägten, beim Menschen fehlenden Bindegewebshülle abgegrenzt werden (Abb. 280). Die embryonal angelegten Primär-

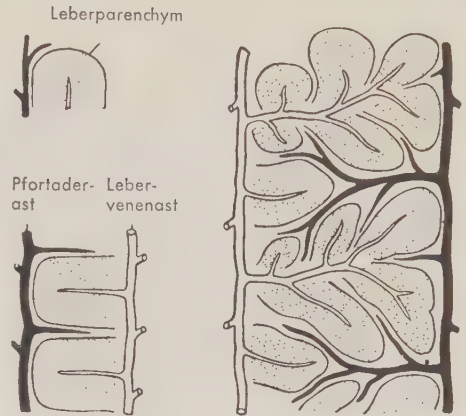
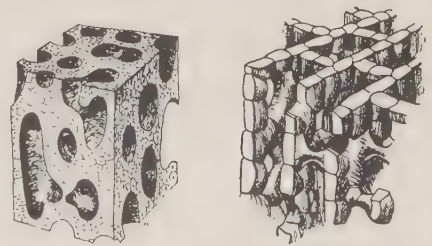


Abb. 281. Entwicklung der Leberläppchen. Das Lebergewebe (Parenchym) wird durch die Zweige der V. portae (mit denen zusammen die in der Abb. nicht dargestellten Äste der A. hepatica und die Gallengänge verlaufen) in primäre Leberläppchen gegliedert, die jeweils die Äste der ableitenden V. hepatica umschließen. Die primären Läppchen werden durch neu ausprossende Zweige der Pfortader in kleinere, sekundäre Läppchen unterteilt, aus denen jeweils eine Zentralvene das Blut in die Äste der V. hepatica ableitet. (Aus AREY, nach MALL)

läppchen werden postnatal durch neugebildete Zweige der Pfortaderäste in sekundäre Leberläppchen zerlegt (Abb. 281). Jedes Leberläppchen besitzt in der Mitte eine Zentralvene. Sie leitet das Blut zu den Lebervenen weiter, die es der hinteren Hohlvene und dem Herzen zuführen. An der Außenfläche der Läppchen liegen (zusammen mit den interlobulären Gallengängen und den Ästen der A. hepatica) – eingeschlossen in Bindegewebszwinkel – die Äste des Pfortadersystems. Sie geben das

Abb. 282. Plastische Rekonstruktion der Leberzellplatten. Vergrößerung eines Teilstückes eines Leberläppchens (wie es in Abb. 280 im Schnitt dargestellt ist). Die Platten, die im Schnittbild als Zellbalken erscheinen, werden durch Kanäle getrennt und durchbohrt, in denen die Leberkapillaren (Sinusoide) liegen. *Links:* Typische Struktur des Lebergewebes bei niederen Vertebraten; die Platten sind im allgemeinen zwei Zellen stark. *Rechts:* Leberstruktur bei Säugetieren. Die Platten sind im allgemeinen nur eine Zelle dick. (Nach ELIAS)



venöse, nährstoffreiche Blut in die weiten Leberkapillaren (Sinusoide), die zwischen den Zellbalken zur Zentralvene verlaufen. Das Lebergewebe, das die Sinusoide begrenzt, erscheint zwar im Schnitt in Form von Zellbalken oder Zellsträngen, besteht jedoch aus Zellplatten, die ein verwickeltes Netzwerk um die Sinusoide bilden (Abb. 282). An der dicksten Stelle sind diese Platten im allgemeinen nur zwei Zellen – bei den Säugern nur eine Zelle – stark, so daß jede Zelle an der einen oder anderen Seite an ein Sinusoid grenzt.

Pancreas

Obwohl der Darm, wie wir gesehen haben, in seiner Wand (oder in kleinen und eng benachbarten Drüsen) bestimmte, für die Verdauung benötigte Enzyme bildet, wurde ein großer Teil der Fermentproduktion früh in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere in eine vom Darmrohr etwas weiter entfernte Drüse verlagert, das *Pancreas* (Abb. 283; 284). Dies ermöglicht eine weitergehende funktionelle Differenzierung und damit eine Steigerung der Verdauungsleistung. Die Stadien dieser Umlagerung sind bei Amphioxus und den Cyclostomen zu sehen. Beim Lanzettfischchen findet sich keine als



Abb. 283. Pancreas der Ratte. Schnitt durch exokrines Gewebe (Acini) und eine Langerhanssche Insel. Links unten ist ein Ausführungsgang, links oben ein bindegewebiges Septum zwischen zwei Drüsenläppchen getroffen. (Aus TURNER)

Organ abgegrenzte Bauchspeicheldrüse, doch besitzen bestimmte Zellen nahe dem Vorderende des Darmrohres die Charakteristika von Pankreaszellen. Bei Neunaugen (und auch Lungenfischen) bilden diese Zellen Nester kleiner Drüsen in der gleichen Region, in der Nähe der Einmündung des Ductus choledochus. Bei den meisten anderen Vertebraten ist das Pancreas ein wohl definiertes (wenn auch etwas amorph gestaltetes) Organ, das außerhalb der Darmwand im dorsalen Mesenterium liegt. Doch scheint das Pancreas, selbst wenn es hoch entwickelt ist, in vielen Fällen aus verschiedenen mehr oder minder deutlich getrennten Anlagen des entodermalen Epithelrohres des Darmes hervorzugehen (z.B. beim Menschen aus einer dorsalen und einer ventralen Anlage (Abb. 284), und als Ergebnis dieses multiplen Ursprungs

treten vielfach beträchtliche Unterschiede in der Zahl und Lage der Pancreasausführungsgänge auf.

Die hervorstechendste Aufgabe des Pancreas ist die einer exokrinen Drüse, deren Endstücke eine Reihe von Fermenten (oder besser Profermenten) produzieren und über ein Ausführungsgangsystem in den Darm abgeben (Abb. 283). Diese Enzyme wirken auf alle drei Hauptbausteine der Nahrung, Kohlenhydrate, Fette und Eiweiße, und sind für einen großen Teil der Verdauungstätigkeit des Darmes verantwortlich. Zwischen dem exkretorischen Drüsengewebe des Pancreas liegen Gruppen epithelialer Zellen, die *Langerhansschen Inseln*, die reich kapillarisiert sind (Abb. 283). Sie bilden in ihrer Gesamtheit eine endokrine Drüse, das *Inselorgan*, das in Kapitel 17 besprochen wird.

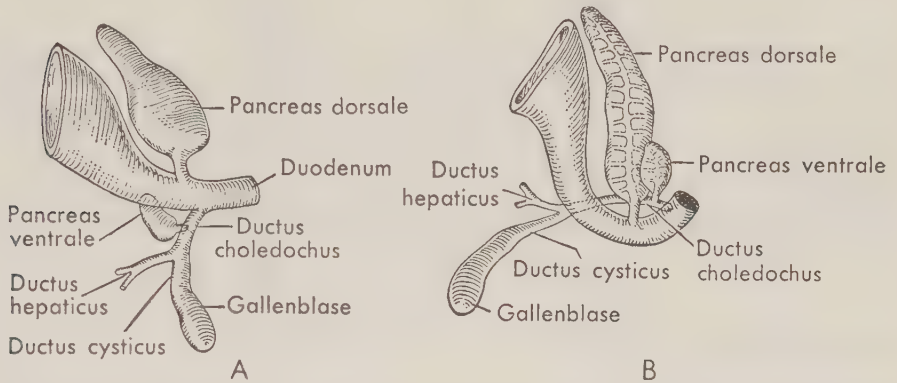


Abb. 284. Entwicklung des Pancreas beim Menschen. A Frühes Stadium mit einer dorsalen und einer (etwas kleineren) ventralen Pancreasanlage; B spätes Entwicklungsstadium, dorsale und ventrale Anlage beginnen sich zu vereinigen. (Nach AREY)

13 Exkretions- und Fortpflanzungssystem

Vom funktionellen Standpunkt aus scheint eine gemeinsame Besprechung der Harnorgane und des Genitalsystems wenig sinnvoll; denn Exkretion und Reproduktion haben nichts miteinander zu tun. Morphologisch jedoch hängen beide Systeme eng zusammen, und es ist unmöglich, das eine zu beschreiben, ohne immer wieder auf das andere zu verweisen. Diese vielfältigen Verknüpfungen beruhen auf der engen Nachbarschaft der beiden Organsysteme während der Embryonalentwicklung; ihre funktionell wesentlichen Organe entstehen aus dem Mesoderm in der dorsalen Rumpfwand (Abb. 298, S. 373).

Harnorgane

Struktur und Funktion der Nierenkanälchen

Paarige *Nieren* (griechisch *Nephros*, lateinisch *Ren*), die sich in variabler Form bei allen Vertebraten entwickelt haben, sind die Bildungsstätten des Harns und somit die „Zentren“ des Exkretionssystems. Die Baueinheit der Niere ist das *Nephron*, das aus Nierenkörperchen und Nierenkanälchen (Nierentubulus) besteht²⁴. Die zahlreichen Nierentubuli verbinden sich mit einem Gangsystem, das am Hinterende des Körpers an die Oberfläche führt.

Die am meisten generalisierte Form des Nephrons, die wir bei den Wirbeltieren überhaupt finden, ist in Abb. 285 A schematisch dargestellt. Wir treffen diesen Typ bei so verschiedenen Formen an wie Haien, Süßwasserteleosteen, vielen marinen Teleosteen und Amphibien. Der proximale Teil eines Nephrons ist das kugelige Nierenkörperchen, das *Corpusculum renis*. In seinem Inneren liegt ein *Glomerulus*, ein Schlingenwerk aus Blutkapillaren (Abb. 286). Die äußere „Schale“ des Nierenkörperchens, die *Bowmansche Kapsel*, gleicht einem doppelwandigen Becher, in den gewissermaßen der Glomerulus hineingestülpt ist. Sie bildet den Anfang (oder das blinde proximale Ende) des Nierenkanälchens, des *Tubulus*. Ihre Innenwand steht mit den Kapillarschlingen des von ihr umhüllten Glomerulus in innigem Kontakt. Das Lumen der Bowmanschen Kapsel setzt sich in die Lichtung des Nierenkanälchens fort, dessen Wände von einem Maschenwerk von Kapillaren umgeben sind. Gewöhnlich können an dem bei manchen Formen relativ langen Tubulus bestimmte proximale und distale Abschnitte (entweder aufgrund ihrer Form oder aufgrund der histologischen Differenzierung) unterschieden werden. Distal verbindet sich jedes Nieren-

²⁴ Streng genommen beginnt das Nephron erst mit der Bowmanschen Kapsel, doch wird heute von vielen Autoren der Glomerulusanteil des Nierenkörperchens vereinfachend mit zum Nephron gerechnet.

kanälchen in einer bei den verschiedenen Gruppen unterschiedlichen Weise mit einem Gang, der an die Körperoberfläche führt.

Das Nephron sondert den Harn ab, der ausgeschieden werden soll und dessen Bestandteile augenscheinlich aus dem Blut stammen. **Der Harn besteht vornehmlich aus Wasser; er enthält in gelöster Form verschiedene Substanzen – so eine Reihe von Salzen und vor allem Stickstoffabbauprodukte, die zumeist als Harnstoff oder Harnsäure vorliegen.** Die Nieren erfüllen eine zweifache Aufgabe: (1) Ausscheidung von Abbaustoffen und (2) Regulation des inneren Milieus.

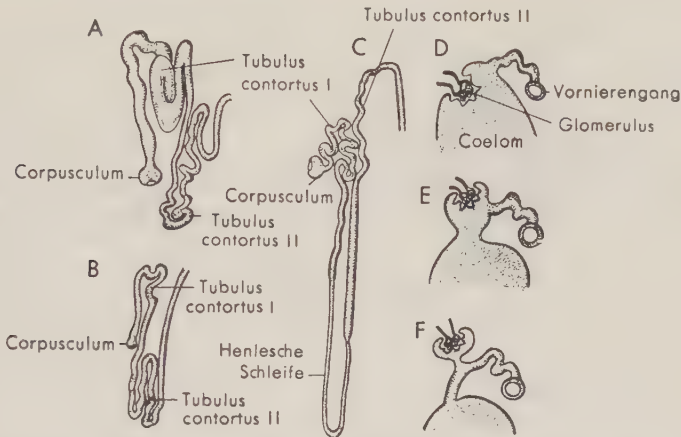


Abb. 285. Typen der Nephrene. A–C Die drei Haupttypen der Nephrene adulter Vertebraten. A Wahrscheinlich der primitivste Typ; großes Corpusculum renis; kommt bei Elasmobranchiern, Knochenfischen des Süßwassers und Amphibien vor; B Corpusculum reduziert oder fehlend; charakteristisch für marine Teleostee, Reptilien; C Corpusculum groß, Henlesche Schleife in den Tubulusabschnitt eingefügt; tritt bei Säugern und Vögeln auf. D–F Primitive Tubulustypen bei niederen Vertebraten, hauptsächlich in der Embryonalentwicklung; möglicherweise eine Illustration für die frühe Evolution der Nephrene. D Der Tubulus verläuft vom Coelom zum Vornierengang. Der Glomerulus steht – soweit vorhanden – mit dem Tubulus nicht in unmittelbarer Verbindung, er scheidet die harnfähigen Substanzen in das Coelom aus (äußerer Glomerulus); E der Glomerulus liegt in einer kleinen Coelomkammer, die von der Leibeshöhle abgegliedert ist; F die Wandung dieser Kammer ist zur Kapsel des Nierenkörperchens geworden (innerer Glomerulus); der Tubulus steht durch den Nephrostomkanal noch mit dem Coelom in Verbindung. Der Verschluss des Nephrostoms führt zu den progressiven Typen der Nephrene.

Im vierten Kapitel haben wir darauf hingewiesen, daß für die Körperzellen konstant ein geeignetes Milieu notwendig ist, in dem in angemessenen Mengen bestimmte einfache Salze gelöst sein müssen. Die Aufrechterhaltung einer spezifischen, für den Körper zuträglichen Salzkonzentration erfordert einen Ausgleich zwischen der Aufnahme von Salzen (hauptsächlich über den Darm) und ihrer Abgabe. Eine übermäßige Salzaufnahme macht entsprechende Einrichtungen für die Exkretion notwendig. Neunaugen und Teleostee können Salze über spezielle Zellen des Kiemenepithels ausscheiden, Haie mit Hilfe der Rectaldrüse abgeben. Bei Seevögeln münden Salzdrüsen in die Nasenhöhle, und Säugetiere vermögen Kochsalz über die Schweißdrüsen abzusondern. Die Hauptarbeit kommt jedoch den Nephronen zu, die umgekehrt auch in der Lage sind, bei zu geringem Salzgehalt des Blutes den Organismus von überschüssigem Wasser zu befreien.

Im Stoffwechsel werden Kohlenhydrate und Fette hauptsächlich in Kohlendioxyd und Wasser zerlegt. Die Abgabe dieser beiden Stoffe bereitet dem Körper keine

Schwierigkeiten. Eiweiß enthält Stickstoff, und der Eiweißabbau führt zu einfachen Stickstoffverbindungen (vor allem zu Ammoniak), die für den Organismus giftig sind. Bei den im Süßwasser lebenden Vertebraten (so den Süßwasserteleosteen, den Lungenfischen, den larvalen Amphibien und den Krokodilen), bei denen genügend Wasser zur Verfügung steht, um das Ammoniak „auszuschwemmen“, bleibt es zum größten Teil oder insgesamt bis zur Ausscheidung chemisch unverändert. Bei den im Salzwasser beheimateten Fischen und bei den meisten Landwirbeltieren wird jedoch nahezu das gesamte Ammoniak in der Leber schnell in den relativ harmlosen

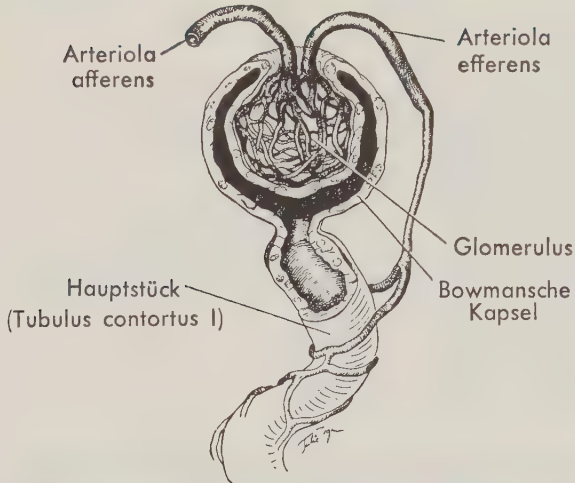


Abb. 286. Corpusculum renis eines Säugers. Die den Tubulus umgebenden Gefäße kommen aus der Arteriola efferens. Bei Formen mit einem Pfortadersystem der Niere umgibt statt dessen das Maschenwerk der Blutkapillaren dieses Systems die Nierenkanälchen. Häufig, aber nicht in jedem Fall, bestehen Verbindungen mit Kapillaren aus Arteriolae efferentes. (Nach TURNER)

Harnstoff oder in Harnsäure umgewandelt und damit entgiftet. Bei Haien, marinen Teleosteen, dem überlebenden Crossopterygier *Latimeria*, bei adulten Amphibien und Säugetieren wird die Mehrzahl der Stickstoffabbauprodukte in Harnstoff übergeführt, bei Eidechsen, einigen Schildkröten und Vögeln in Harnsäure. Die stickstoffhaltigen Stoffwechselschlacken können bei den Teleosteen über die Kiemen, bei den Mammaliern in geringem Maße über die Schweißdrüsen abgegeben werden. Zur Hauptsache werden sie jedoch über die Nieren ausgeschieden, ebenso wie andere giftige Stoffe, die im Körper vorhanden sein können.

Die Arbeitsweise der Niere ist heute weitgehend geklärt. Die Bereitung des definitiven Harnes erfolgt in zwei Arbeitsgängen. Der erste Akt findet in den Corpuscula renis statt, der zweite in den Tubuli selbst. Die Konstruktion der Nierenkörperchen läßt vermuten, daß sie eine Filtereinrichtung darstellen, die unter Druck ein Filtrat – den Primärharn – vom Blutplasma abtrennt. Dies ist in der Tat der Fall, wie eine Untersuchung der Flüssigkeit ergibt, die sich mit der Mikropipette bei Amphibien aus dem Hohlraum der Bowmanschen Kapsel abziehen läßt. Blutkörperchen und große Eiweißmoleküle können das Filter nicht passieren; doch umfaßt ansonsten das Filtrat alle Blutbestandteile, nicht nur Wasser und Abfallprodukte, sondern auch wertvolle Nährstoffe – besonders Glukose. Ferner ist die Menge der abgefilterten Flüssigkeit sehr groß. Man schätzt, daß die tägliche Harnmenge beim Frosch über einen halben Liter, beim Menschen 200 Liter betragen müsse, würde der gesamte in den Glomeruli abgefilterte Harn ausgeschieden.

Offensichtlich ist dies nicht der Fall. Der „überschießenden“ Tätigkeit der Nierenkörperchen arbeiten die Nierentubuli entgegen. Von den Zellen der Nierenkanälchen werden zwar ebenfalls in gewissem, manchmal sogar großem Umfang Abbauprodukte

in den vorbeifließenden Harn abgegeben. Die Hauptfunktion der Tubuli besteht jedoch in einer selektiven Resorption eines großen Teiles des Filtrates. Sie umfaßt den größten Teil des Wassers (sonst würde der Organismus schnell entwässert werden). Beim Frosch erreichen nicht mehr als 5 % des Primärharns die Harnblase, beim Menschen beträgt die Harnmenge kaum 1 % des Filtrates. Eine nicht minder wichtige Arbeit der Nierenkanälchen besteht bei den höheren Vertebraten in der Rückgewinnung für den Körper wertvoller Stoffe, besonders der Glukose und verschiedener Salze, so daß der Harn, der ausgeschieden wird, sich in seiner Zusammensetzung wesentlich vom Primärharn unterscheidet und hauptsächlich Wasser und stickstoffhaltige Abbauprodukte enthält. Daneben besitzen die Tubulusepithelien – selbst bei den höheren Wirbeltieren – die Fähigkeit, Stoffe aktiv auszuschleiden und dem modifizierten Primärharn beizugeben. In einem Nephron wird gewissermaßen die Roharbeit durch die Filtration des Primärharns aus dem Glomerulus geleistet. Der Tubulusabschnitt besorgt die notwendige Feinregulierung der Zusammensetzung des Harnes. Bei den niederen Vertebraten, die ein Nierenfortadersystem besitzen, scheinen die Kapillaren der Nierenkanälchen eine Hauptrolle bei der Harnbereitung zu spielen. Die Glomerulusfunktion ist bei diesen Formen von geringerer Bedeutung.

Tubulustypen und Wirbeltiergeschichte

Ob das Süßwasser oder das Salzwasser die ursprüngliche Heimstätte der Wirbeltiere bildete, ist eine interessante Frage, die nicht nur Systematiker und Phylogenetiker beschäftigt hat, sondern auch jene Wissenschaftler, die sich mit dem Bau und der Funktion der Nieren befaßten. Die Fossilfunde sind nicht eindeutig und lassen eine kontroverse Interpretation zu. Sicher ist allerdings, daß die frühesten bekannten Vertebraten in marinen Ablagerungen gefunden wurden und wahrscheinlich – wenn auch keineswegs gewiß – im Meer gelebt haben. Das Studium der Morphologie und der Physiologie der Nierenkanälchen kann dagegen zu einer entgegengesetzten Schlußfolgerung führen.

Bei den verschiedensten Wirbeltiergruppen können wir in der adulten Niere drei Typen der Nephrene nachweisen (Abb. 285; 287). Typ A, der sich in charakteristischer Weise bei so verschiedenartigen Formen wie Amphibien, Süßwasserknochenfischen und Elasmobranchiern ausgeprägt findet, besitzt ein sehr großes Corpusculum renis (Abb. 285 A). Die Filtrationsmenge und entsprechend die Menge Primärharn pro Glomerulus sind daher groß. Typ B (Abb. 285 B) tritt bei marinen Teleostern und Reptilien auf; das Corpusculum ist klein oder fehlt (aglomerulärer Typ des Nephrons). Die Wasserabgabe pro Glomerulus ist entsprechend gering. Beim Typ C (Abb. 285 C), der bei den Säugern und in weniger extremer Form bei den Vögeln ausgebildet wird, ist der Glomerulus groß. Etwa in dem mittleren Teilstück des Nierenkanälchens wird jedoch ein langer, dünner zusätzlicher Tubulusabschnitt, die *Henlesche Schleife*, eingefügt. In ihrem Bereich findet eine kräftige Wasserrückresorption statt, so daß – trotz der Filtration von einer reichlichen Menge Primärharn am Glomerulus – bei diesem Typ des Nephrons die Harnmenge relativ gering ist, die nach der Passage durch die Nierenkanälchen der Harnblase zugeleitet wird²⁵.

Aus der Verteilung der genannten Typen des Tubulus unter den Wirbeltieren läßt sich eine durchaus logische Geschichte der Wirbeltiere aufbauen, wenn man die Entwicklung des Vertebratenmilieus betrachtet. Es wird angenommen, daß Typ A des Nephrons der ursprüngliche sei, den alle frühen Süßwasservebraten besaßen, und

²⁵ Die Wasserrückresorption kann so wirkungsvoll sein, daß einige in der Wüste lebende Säugetiere, z. B. die Känguruhratte, überleben können, ohne zu trinken, und allein mit dem Wasser auskommen, das bei den Stoffwechselprozessen frei wird.

der bei den Formen erhalten blieb, die noch in solchen Gewässern leben. Diese Tiere sind von einem Medium umgeben, das stärker als ihre eigenen Körperflüssigkeiten verdünnt ist. Sie sind daher in Gefahr, daß durch Osmose an inneren und äußeren Oberflächen des Körpers in großem Maße Wasser aufgenommen und dadurch die Körperflüssigkeit übermäßig verdünnt wird. Eine solche Konzentrationsminderung der Körperflüssigkeiten würde den Tod zur Folge haben. Um dies zu verhüten, müssen große Flüssigkeitsmengen ausgeschieden werden, was durch die Ausbildung der großen Nierenkörperchen möglich ist. Zusätzlich können – so scheint es – auch durch die Kiemen in geringer Menge Salze aufgenommen werden.

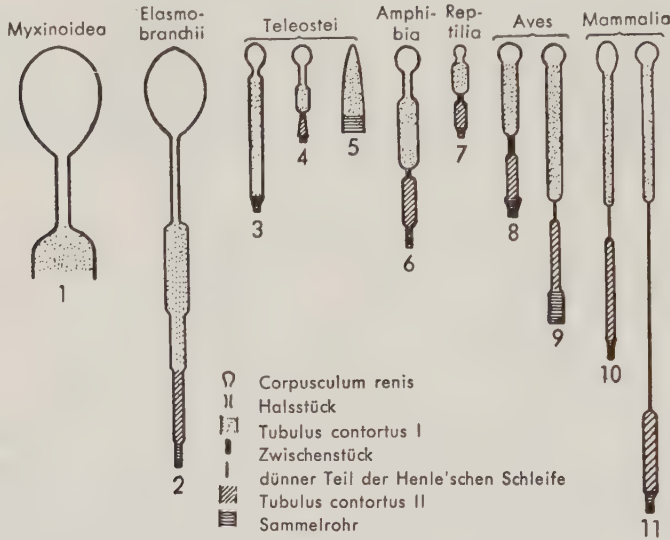


Abb. 287. Schematische Darstellung der Nephrene verschiedener Vertebraten (alle im gleichen Maßstab vergrößert). Die relative Größe der einzelnen Abschnitte des Nephrons differiert bei den verschiedenen Gruppen in erheblichem Maße. Die Glomeruli – in der Zeichnung jeweils am oberen Ende des gestreckt dargestellten Harnkanälchens lokalisiert – sind bei den meisten Gruppen gut ausgebildet, bei Cyclostomen und Elasmobranchiern außerordentlich groß. Bei den Reptilien sind sie reduziert und bei einigen marinen Teleosteen (5) völlig verlorengegangen. Alle Gruppen besitzen einen proximalen Tubulus contortus; bei einigen Fischen und bei allen Landwirbeltieren folgt nach einem Zwischenstück ein distaler Tubulus contortus. Bei den Säugern und (teilweise) bei Vögeln wird das Zwischenstück zur Henleschen Schleife (dünner Teil). Bei den Mammalia kann diese Schleife besonders lang ausgezogen sein. 1 *Myxine*; 2 Rochen; 3 Seeskorpion; 4 Wels; 5 Froschfisch; 6 Frosch; 7 Gemalte Schmuckschildkröte; 8 und 9 Huhn; 10 und 11 Kaninchen. (Nach MARSHALL, KEMPTON, aus PROSSER)

Ein mariner Fisch ist dagegen der Gefahr der Entwässerung ausgesetzt, da das Meerwasser einen höheren Salzgehalt aufweist als seine Körperflüssigkeit. Das Wasser muß möglichst im Körper zurückgehalten und viele Salze sollen ausgeschieden werden. Bei den marinen Teleosteen, bei Neunaugen und bei *Latimeria* kann die Salzausscheidung durch die Kiemenlamellen (s. S. 324) die Situation etwas erleichtern. Zusätzlich sind bei marinen Teleosteen die Glomeruli häufig rückgebildet oder können fehlen, die Wasserabgabe ist daher gering.

Terrestrische Vertebraten, die in einer trockenen Umgebung leben, haben nahezu

das gleiche Problem wie marine Fische. Das Wasser muß dem Körper erhalten bleiben. Bei den rezenten Reptilien wird dies im allgemeinen durch eine Größenreduktion der Nierenkörperchen erreicht, was eine verminderte Wasserausscheidung zur Folge hat, und bei einer Reihe von Eidechsen und Schlangen durch eine vollständige Rückbildung der Nierenkörperchen. Im Meer lebende Reptilien und Vögel, die nur Salzwasser trinken können, haben besondere Schwierigkeiten. Meeresschildkröten besitzen daher eine Salzdrüse in der Orbita, und bei Seevögeln gibt eine große Salzdrüse, die häufig oberhalb des Auges gelegen ist, ihr Sekret in die Nasenhöhle ab. Säugetiere haben eine andersartige Methode der Wasserretention entwickelt. Sie besitzen einen normalen Glomerulus von beachtlicher Größe, durch den entsprechend eine große Menge Primärharn abgefiltert wird. In den verschiedenen Abschnitten der durch die Ausbildung der Henleschen Schleife verlängerten Harnkanälchen erfolgt eine Rückresorption von Wasser, so daß ein relativ konzentrierter Harn ausgeschieden werden kann. (Bei den Vögeln findet darüber hinaus eine ausgiebige Wasserresorption aus der Kloake statt, so daß ein flüssiger Harn fehlt.)

Die hier vorgetragenen, leicht einsehbaren Argumente führen zu der Vorstellung, daß die Ausbildung eines großen Glomerulus ein primitives Merkmal darstellt. Ein großer Glomerulus war als wirkungsvolle Wasserpumpe für das im Süßwasser lebende Wirbeltier notwendig. Dennoch sind die Wirbeltiere möglicherweise im Meer entstanden. Die ancestrale Form könnte ein mariner Fisch gewesen sein, der nur einen kleinen Glomerulus besaß. Die Entwicklung eines großen Glomerulus wäre dann später im Zusammenhang mit der Wanderung in das Süßwasser erfolgt.

Knorpelfische leben in einem Medium, dessen Salzkonzentration wesentlich höher ist als die ihrer Körperflüssigkeiten. Dennoch scheiden sie durch große Glomeruli Wasser mit der gleichen Unbekümmertheit aus wie Süßwasserfische. Sie können dies ohne Gefahr des Wasserverlustes durch Osmose tun; abgesehen davon, daß Haie zusätzlich über eine Rectaldrüse Salze ausscheiden können (s. S. 347), ist nämlich der osmotische Druck ihrer Körperflüssigkeiten dem des Meerwassers gleich oder sogar geringgradig höher, ohne daß ihre Salzkonzentration gesteigert ist. Dies wird auf eine besondere Weise erreicht. In ihrem Blut können, anscheinend ohne Schädigung des Organismus, große Mengen Harnstoff retiniert werden, welche die Gesamtkonzentration der im Blut gelösten Stoffe erhöhen. Wir haben somit bei den Selachiern und den im Salzwasser lebenden Teleosteen zwei grundsätzlich verschiedene Anpassungen der Niere an das Leben im Salzwasser. Dies deutet darauf hin, daß die beiden Gruppen unabhängig voneinander in das Meer vordrangen, wobei sie sich der neuen Umgebung auf verschiedene Weise angepaßt haben. Zahlreiche Untersucher sehen darin einen Hinweis für die Süßwasser-Abkunft der Vertebraten.

Trotz dieser Argumente stimmen heute die meisten Autoren in der Vorstellung überein, daß die Wirbeltiere in den Ozeanen entstanden sind. Alle niederen Chordaten sind marin, und nahezu alle großen Tiergruppen sind aus dem Meer hervorgegangen. Sicherlich deuten Bau und Funktion der Niere darauf hin, daß sowohl Osteichthyes als auch Chondrichthyes ursprünglich Süßwasserbewohner waren (dafür spricht bei den Knochenfischen auch, daß sie als anscheinend primitives Merkmal Lungen besaßen). Jedoch klafft zwischen der Zeit der Entstehung der ersten bekannten Vertebraten und ihrem Auftreten in der Fossilgeschichte eine Lücke von 50 Millionen Jahren – eine Zeit, in der viel geschehen sein könnte. Wir wissen eigentlich nichts über die Entstehungsgeschichte der Cyclostomen und können über ihre Bedeutung im Hinblick auf dieses Problem nur spekulieren. Da nicht ohne weiteres angenommen werden darf, daß die frühesten bekannten fossilen Vertebraten tatsächlich die ersten Wirbeltiere waren, ist es auch belanglos, ob die erstgenannten im Meerwasser lebten oder nicht. Ein mariner Ursprung der Wirbeltiere scheint eigentlich wahrscheinlicher, obwohl unsere Beweise dafür unvollständig und widerspruchsvoll sind.

Primitive Tubulusstrukturen

Die oben beschriebenen Typen der Nephrene sind die charakteristischsten Strukturen der adulten Wirbeltierniere. Jedoch kennen wir andere Formen des Nephrons, die häufiger bei Embryonen als bei adulten Tieren, besonders in den zuerst gebildeten Niereneinheiten, gefunden werden. Sie lassen sich öfter bei niederen als bei höheren Vertebraten nachweisen. Wir dürfen sie daher aus guten Gründen als **primitiv betrachten**. Bei diesen Typen des Nephrons (Abb. 285 D–F, S. 355) ist stets eine bewimperte Trichteröffnung ausgebildet, die von der Coelomhöhle zum Tubulus führt. Ein typischer Glomerulus kann vorhanden sein. In einigen Fällen springt jedoch der Glomerulus in die Leibeshöhle vor, und bei anderen Formen fehlt er ganz. Ursprünglich mögen die Nierentubuli einfach überschüssige Flüssigkeit und Abfallstoffe, die sich im Coelom ansammeln, abgeleitet haben. Die Entwicklung eines Glomerulus und seine Einstülpung in den Tubulus war vielleicht eine spätere Entwicklung.

Die meisten Evertebraten und selbst der Chordat *Branchiostoma* besitzen Exkretionsorgane von einer etwas veränderten Bauweise, die wir als *Nephridien* bezeichnen. Diese sind jedoch dem Wirbeltiernephron nicht homolog, das sich unabhängig, möglicherweise als „Wasser“pumpe für das Leben im Süßwasser, entwickelt hat. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei den Vorfahren der Wirbeltiere ähnliche Nephridien wie bei *Branchiostoma* vorhanden waren. Mit der „Einführung“ des Tubulus der Wirbeltierniere, der zusätzlich zur Hauptaufgabe der Wasserausscheidung auch die Sorge für die Beseitigung der Abbauprodukte des Stoffwechsels übernehmen konnte, wurden die Nephridien jedoch überflüssig und konnten aufgegeben werden.

Organisation des Nierensystems

Bisher haben wir lediglich die mikroskopisch faßbare Gliederung der Nephrene besprochen. Nunmehr müssen wir Organisation und Zuordnung dieser Sekretionseinheiten und die Gangsysteme betrachten, die von ihnen weggleiten und die makroskopisch sichtbaren Bauteile des Harnsystems bilden.

Bei den Amnioten, die ja die höheren Klassen der Vertebraten vereinen, scheint die Organisation des Nierensystems recht einheitlich und gleichförmig, mit paarigen, kompakten Nieren, die von der dorsalen Leibeswand in das Coelom vorspringen, und paarigen Gängen, die von ihnen ableiten und sich in eine median gelegene Harnblase entleeren können. Die nähere Untersuchung zeigt jedoch, daß von Gruppe zu Gruppe grundlegende Differenzen bestehen; Nieren, Harnleiter und Harnblase können ihrer Natur und ihrem Bau nach sehr verschieden sein.

Diese Unterschiede haben zwei Hauptursachen: (1) Anders als viele Organe des Körpers muß die Niere in einem sehr frühen Stadium mit ihrer Tätigkeit beginnen, um sich der Abfallstoffe des Embryos anzunehmen. Deshalb muß schnell eine funktionsfähige embryonale Niere aufgebaut werden, die jedoch in spätembryonalen und adulten Lebensphasen modifiziert oder ersetzt werden kann. (2) Die Genitalorgane liegen den Nieren eng an und zeigen – vor allem die Hoden – die Tendenz, in das Harnsystem „einzubrechen“, indem sie z.T. dessen Tubuli und Gänge für die Ableitung ihrer Produkte übernehmen und infolgedessen deutliche Veränderungen in der Organisation der Harnorgane hervorrufen.

Holonephros und Opisthonephros

Wir wollen unsere Besprechung der Organisation der Niere mit einer Beschreibung des Baues und der Entwicklung einer „idealisierten“ primitiven Niere beginnen, die wir als *Holonephros* bezeichnen. In unserer Übersicht über die Entwicklungsge-

schichte haben wir erwähnt, daß im Mesoderm an jeder Rumpfseite zwischen Stammplatte (Somiten) und Seitenplatte ein Band nierenbildenden Gewebes liegt, das häufig eine segmentale Gliederung in einer Reihe kleiner *Nephrotome* zeigt (Abb. 75 D, S. 133; 80 C, S. 138; 288). Wahrscheinlich ging bei den altertümlichen Vertebraten aus jedem Nephrotom ein einziger Tubulus hervor. Die kleine Coelomhöhle des Nephrotoms wurde zum Hohlraum des Nierenkörperchens, von dem aus ein Nierenkanälchen auswuchs. So entstand eine Längsreihe von segmental angeordneten Nephronen. Wie bei den Somiten schreitet die Differenzierung der Nephrotome von cranial nach caudal voran; die ältesten Glieder der Tubulusreihe liegen im vorderen, die zuletzt gebildeten im hinteren Abschnitt des Rumpfes. Die Nephrotome sind „oberhalb“ des Coeloms angeordnet und die aus ihnen hervorgehende Niere müßte in späteren Stadien, jederseits der Mittellinie, dorsal der Leibeshöhle liegen. Wie bereits früher erwähnt, lassen die an den Embryonen niederer Vertebraten erhobenen Befunde vermuten, daß die Nephronen ancestraler Wirbeltiere ihre Lagebeziehungen

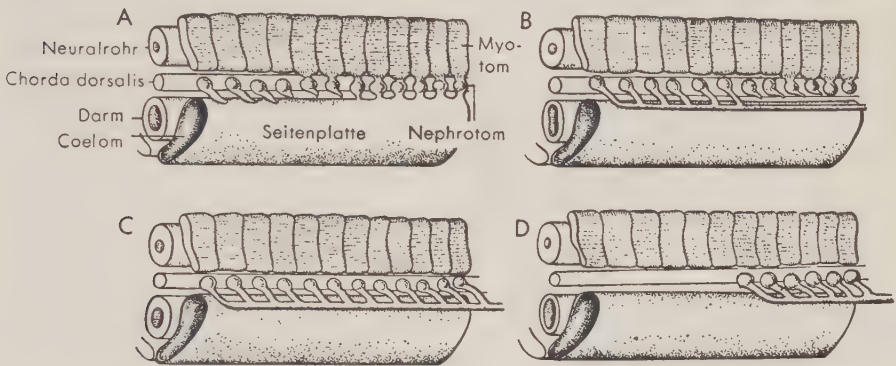


Abb. 288. Entwicklung des Urnierenganges (primärer Harnleiter). Schematische Darstellung des vorderen Rumpfbereiches beim Embryo (Haut entfernt). A Von den vordersten Nephrotomen (Pronephros) wachsen caudalwärts Kanälchen aus, die sich schließlich miteinander zu einem Gang vereinigen; B der Vornierengang ist entstanden; aus den caudalwärts folgenden Nephrotomen entwickeln sich Tubuli, die bald Anschluß an den Vornierengang finden; C in diesem Stadium haben auch die hintersten Tubuli den Gang erreicht und münden in ihn aus; D der Pronephros ist völlig rückgebildet, der Vornierengang bleibt jedoch als Urnierengang (primärer Harnleiter) erhalten und leitet aus den persistierenden caudalen Tubuli ab.

zum Coelom beibehielten, wie wir dies auch bei jungen Embryonen und gelegentlich auch bei adulten Vertretern verschiedener niederer Vertebratengruppen beobachten.

Bei vielen Evertebraten münden die Nephridialorgane an der Körperoberfläche. Bei den Wirbeltieren wird jedoch der Bereich, in dem sich die Nierenkanälchen entwickeln, durch die aus den Myotomen auswachsende ventrolaterale Rumpfmuskulatur von der Körperoberfläche abgedrängt. Die Lösung bestand in der Ausbildung eines paarigen Längsganges, der den Harn aus den segmentalen Nephronen aufnimmt. Die beiden Gänge können miteinander verschmelzen, ehe sie im Bereich der Kloake ausmünden. Der primäre Nierengang wird in der Embryogenese zunächst als Vornierengang, später als Urnierengang bezeichnet²⁶. Er ist – wie die Tubuli – mesodermaler

²⁶ Weitere Synonyme sind: Wolffscher Gang, primärer Harnleiter sowie (bezogen auf das jeweilige Entwicklungsstadium) Ductus pronephridicus, Ductus mesonephridicus, Ductus opisthonephridicus. Dient der Nierengang bei adulten niederen Vertebraten nur der Harnableitung, so wird er – wenn auch unzutreffenderweise – Ureter genannt.

Genese. Im allgemeinen entsteht der Urnierengang durch eine Verschmelzung der Spitzen der am weitesten cranial gelegenen und zuerst gebildeten Nierenkanälchen (Abb. 288 A, B; 289 A). Er wächst längs der Seitenfläche der Nephrotome (oder des Bandes nephrogenen Gewebes) nach caudalwärts aus, wobei die jeweils weiter caudal neugebildeten Tubuli auf ihn zuwachsen und in ihn einmünden (Abb. 288 C; 289 B). **Das Endergebnis ist im Idealfall ein Holonephros:** eine Niere mit einem einzigen Nierentubulus in jedem Rumpfsegment jeder Körperseite, wobei die Reihe der Tubuli jeweils durch einen Urnierengang abgeleitet wird.

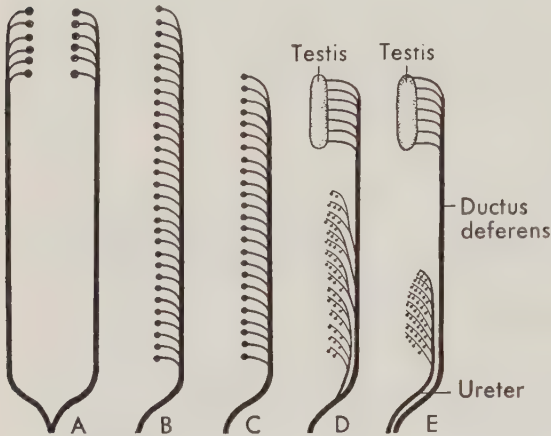


Abb. 289. Schema der Nierentypen. A Pronephros (embryonal); B theoretischer Holonephros (jedes Rumpfsegment besitzt ein Nierenkanälchen); Typ der Niere bei jungen Schleimfischen oder jungen gymnophionen Amphibien; C primitiver Opisthonephros; Pronephros reduziert oder spezialisiert, Nierenkanälchen segmental angeordnet; bei Schleimfischen; D typischer Opisthonephros: Vervielfachung der Nierenkanälchen in den caudalen Abschnitten; der Hoden übernimmt gewöhnlich den vorderen Teil des Systems; Tendenz zur Entwicklung zusätzlicher Nierenausführungsgänge; bei den meisten Anamniern; E Metanephros der Amnioten: Opisthonephros mit einem einzigen zusätzlichen Gang, dem Ureter, an den alle Nierenkanälchen angeschlossen sind. In A sind beide Körperseiten dargestellt, in B bis E nur eine Seite (vgl. Abb. 305, S. 382).

tanephros der Amnioten: Opisthonephros mit einem einzigen zusätzlichen Gang, dem Ureter, an den alle Nierenkanälchen angeschlossen sind. In A sind beide Körperseiten dargestellt, in B bis E nur eine Seite (vgl. Abb. 305, S. 382).

Ein solcher idealer Holonephros wird nur bei den Larven der Schleimfische und der gymnophionen Amphibien (und auch da nur annäherungsweise) ausgebildet. Bei den adulten Vertretern selbst der niedersten lebenden Wirbeltiere ist der vorderste und zuerst gebildete Teil des Nierentubulussystems spezialisiert und rückgebildet. Diese vorderen Nierenkanälchen werden als *Pronephros* (*Vorniere*) bezeichnet (Abb. 288 B; 289 A; 290 A). Der folgende Abschnitt des Nierensystems, aus dem auf die eine oder andere Weise die Niere der adulten rezenten Wirbeltiere hervorgeht, kann insgesamt als *Opisthonephros* zusammengefasst werden (Abb. 289 C, D). Der Opisthonephros unterscheidet sich im allgemeinen von dem theoretischen Holonephros in drei wesentlichen Punkten: (1) Die vorderen Tubuli (*Pronephros*) werden ausgeschaltet. (2) Oberhalb der Stufe der Schleimfische ist die einfache segmentale Anordnung verlorengegangen. Eine variable (und oft hohe) Zahl von Tubuli kann sich in jedem Segment entwickeln. (3) Bei den meisten Wirbeltiergruppen wird der Urnierengang für den Spermientransport benutzt, und es kann ein neuer Harnleiter gebildet werden.

Nierenentwicklung bei den Amnioten

Um einen extremen Gegensatz zu dem idealen Holonephros aufzuzeigen, wollen wir – in Abkehr von einer systematischen Reihenfolge – die Nierenentwicklung bei einem Amnioten, speziell bei einem Säuger, beschreiben. Bei den Mammaliern hat sich – nach der Differenzierung des Mesoderms – eine kurze Tubulusreihe (nicht mehr als ein Dutzend) am Hinterende der Kopf- und künftigen Halsregion gebildet, der

Pronephros. In Verbindung damit entwickelt sich hier der Vornierengang, der später von der Urniere übernommen wird und daher gleich als Urnierengang bezeichnet werden soll. Er wächst schnell caudalwärts zur Kloakenregion aus (Abb. 290 A). Diese vorderen Tubuli sind – wenn überhaupt – nur kurze Zeit tätig und werden bald rückgebildet. In der Zwischenzeit schreitet die Differenzierung der Tubuli nach hinten ohne Unterbrechung fort, und es entsteht ein zweiter embryonaler Nieren-„abschnitt“, der *Mesonephros (Urniere)* (Abb. 290 B), der während eines großen Teils der Embryonalzeit der Säugetiere arbeitet und bei den Reptilien bis nach dem Schlüpfen bzw. der Geburt persistieren kann. Die Vornierentubuli sind oft rudimentär und besitzen keine Glomeruli, die typischen Urnierenenelemente dagegen sind gut ausgebildet. Zunächst erscheinen sie metamer angeordnet, doch kommt es später zu einer Vervielfachung der Tubuli, und die segmentale Anordnung wird verwischt.

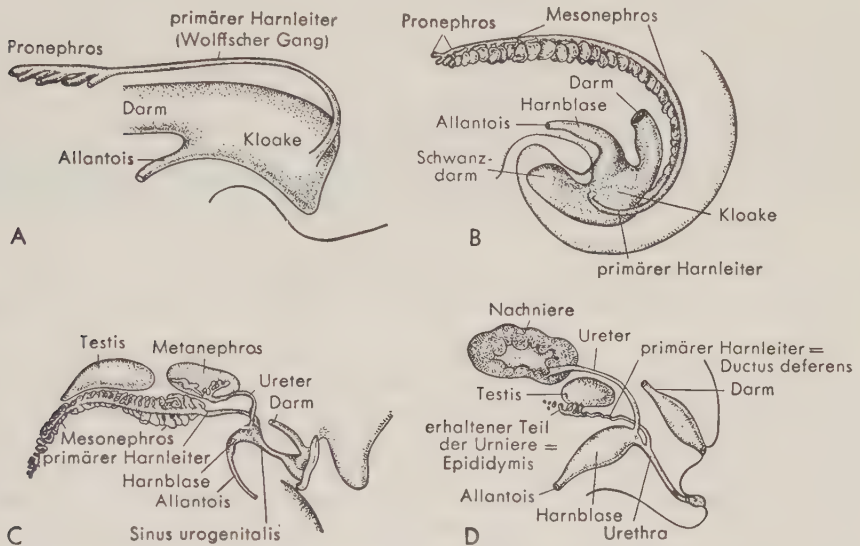


Abb. 290. Entwicklung des Metanephros bei einem (männlichen) Amnioten-Embryo (in der Ansicht von links). A Pronephros und primärer Harnleiter sind gebildet; B Mesonephros zum Teil entwickelt; C Pronephros rückgebildet, caudaler Abschnitt des Mesonephros in Funktion, Ureterknospe ausgewachsen, beginnende Differenzierung des Metanephros; D definitives Stadium; Mesonephros rückgebildet, Tubuli und Urnierengang dienen lediglich dem Spermientransport; Metanephros als funktionierende Niere.

Wenn die Entwicklung weiter vorangeschritten ist, wird auch die Urniere rückgebildet, und ihre Stelle nimmt funktionell die *Nachniere (Metanephros)* ein, die funktionierende Niere des älteren Embryos, des juvenilen und des adulten Säugers. Sie entsteht aus dem caudalen Abschnitt des nephrogenen Gewebes (Abb. 290 C, D), das sich als kompakte Masse im hinteren Abschnitt der Lumbalregion in das Coelom vorwölbt. In ihr entwickelt sich eine große Anzahl von Nephronen. Unähnlich ihren Vorgängern öffnen sich die Nierenkanälchen nicht in den Urnierengang, den primären Harnleiter. Statt dessen werden sie an einen neuen Ausführungsgang, den Ureter, angeschlossen, der vom Urnierengang kurz oberhalb von dessen Einmündung in die Kloake aussproßt und nach dorsal- und cranialwärts wächst. Das blinde Ende der Ureterknospe erweitert sich, und die Aussackungen dieses „primären Nierenbeckens“ verzweigen sich in einer Folge von Teilungsschritten zu Uretersprossen steigender

Ordnung. Die zuletzt entstandenen Teilungssprosse (nach einer anderen Vorstellung erfolgt die Aufgliederung beim Menschen nach der 4. Generation der Ureterknospen durch wiederholte Spaltungsvorgänge) werden zu den definitiven Sammelrohren der Niere, die sich mit den Nierenkanälchen verbinden.

Pronephros, Mesonephros und Metanephros

Wir sehen somit in der Ontogenese der Amnioten drei aufeinander folgende Nieren-„organe“: Pronephros, Mesonephros und Metanephros. Es ist oft angedeutet oder behauptet worden, daß sie drei eindeutig verschiedene Nieren repräsentieren würden, die in der Phylogenese ebenso aufeinander folgten wie in der Ontogenese. Bei genauerer Betrachtung ergeben sich jedoch für diese Annahme kaum stichhaltige Gründe. Die Unterschiede sind leicht funktionell zu erklären. Pro-, Meso- und Metanephros erscheinen als regional spezialisierte Differenzierungszonen des ursprünglichen Holonephros, die verschiedenen Aufgaben dienen.

Die Vornierentubuli sind variabel und oft rudimentär, aber es besteht kein grundsätzlicher Strukturunterschied zwischen ihnen und den Urnierentubuli, die ihnen unmittelbar folgen. Die Bedeutung der Vornierentubuli besteht darin, daß sie den primären Harnleiter entstehen lassen. Dieser Bildungsprozeß ist aber weder besonders kennzeichnend, noch ist er unverständlich. Er stellt lediglich eine praktische Notwendigkeit dar. Sind die ersten Tubuli einmal entstanden, so beginnen sie zu arbeiten. Die Bildung eines Harnleiters kann nicht so lange zurückgestellt werden, bis die ganze Niere fertig entwickelt ist; denn gerade die vorderen Tubuli können nicht so lange warten.

Bei den Amnioten sind Urniere und Nachniere leicht zu unterscheiden. Letztere ist beträchtlich größer und wird durch einen eigenen Gang versorgt. Doch geht sie letzten Endes aus einem Teil – wenn auch aus einem besonders vergrößerten Abschnitt – des gleichen Gewebsbandes hervor, das weiter vorn Pronephros und Mesonephros bildet. Die Entwicklung eines eigenen Ganges ergibt sich wahrscheinlich aus der Unmöglichkeit, die ganze Vielzahl der Tubuli, die in diesem Blastem gebildet werden, unmittelbar in den Urnierengang abzuleiten. Auf jeden Fall wird der alte Gang für den Spermientransport benötigt.

Die Niere der adulten Fische und Amphibien wird häufig als Mesonephros bezeichnet und nur der embryonalen Niere der Amnioten homolog erachtet. Diese Ansicht ist nicht haltbar. Sie impliziert, daß die Niere eines Haies oder eines Frosches keinen Abschnitt enthält, der dem Metanephros der Amnioten vergleichbar ist. Die Entwicklungsgeschichte zeigt uns aber, daß bei niederen Vertebraten das Band nephrogenen Gewebes für die Bildung der Niere in ganzer Länge benötigt wird und so der hintere Abschnitt dieser Niere aus dem gleichen Material entsteht wie bei den Amnioten der Metanephros. Zwar ist die Niere niederer Wirbeltiere niemals so kompakt und auf einen so kurzen Abschnitt zusammengedrängt wie die Nachniere der Amnioten, doch können z. B. bei den Fröschen einigermaßen ähnliche Größen- und Formverhältnisse beobachtet werden. Die Feststellung, daß die Niere der Anamier von einem Urnierengang abgeleitet wird wie der embryonale Mesonephros (Abb. 297, S. 370), ist nur ein matter Einwand; denn verschiedene Knorpelfische und Amphibien haben einen dem Ureter vergleichbaren sekundären Nierengang entwickelt. Insgesamt gesehen ist es vielleicht am besten, den Terminus „Mesonephros“ auf einen bestimmten Abschnitt der embryonalen Niere der Amnioten zu beschränken. Die Niere der Anamier kann dann als „Opisthonephros“ bezeichnet werden. Der Metanephros der Amnioten ist bei dieser Vorstellung schließlich nur eine besondere Variante des Opisthonephros.

Kopfniere

Bei Knorpelfischen und Amnioten ist der Pronephros ein außerordentlich kurzlebiges Gebilde. Im Gegensatz dazu stehen die Verhältnisse bei anderen Fischen und bei Amphibien (mit dotterarmen Eiern), bei denen der Embryo in einem frühen Stadium zwangsläufig zu einer aktiv nahrungssuchenden Larve wird. Bei solchen Larven persistiert der Pronephros, um die notwendigen Ausscheidungsprozesse durchzuführen. Er ist jedoch hoch spezialisiert und wird im Hinblick auf seine Lage häufig als *Kopfniere* bezeichnet. Die Zahl der Tubuli, welche die Kopfniere bilden, geht während der Embryonalentwicklung im allgemeinen auf wenige Tubuli (Frösche und Salamander besitzen 2–3 Nierenkanälchen) zurück. Die Tubuli beginnen im allgemeinen mit einer trichterförmigen Öffnung, die mit Cilien besetzt ist (Flimmertrichter), am Coelom. Sie leiten das Filtrat von einem einzigen, großen Glomerulus ab, der sich in einen von der übrigen Leibeshöhle oft vollständig abgegliederten Teil des Coeloms (äußere Pronephroskammer), bei den Cyclostomen in die Pericardhöhle, vorstülpt. Als weitere Besonderheit fließt bei den Cyclostomen das Filtrat der Kopfniere nicht in den primären Harnleiter, sondern in eine benachbarte Vene. Die larvale Kopfniere ist bei adulten Amphibien und bei den meisten Fischen als funktionstüchtiges Organ verschwunden und durch eine Anhäufung lymphatischen Gewebes ersetzt. Sie persistiert jedoch während des ganzen Lebens bei den Schleimfischen und einigen wenigen Teleosteen, wo sie bei der Blutbildung mitwirken kann²⁷.

Opisthonephros der Anamnia

Wir wollen im folgenden Abschnitt die verschiedenen Formen des Opisthonephros, wie er als funktionstüchtige Niere bei adulten niederen Vertebraten ausgebildet ist, kurz betrachten (Abb. 291–293). Bei den larvalen Schleimfischen ist die Niere, wie wir gesehen haben, im wesentlichen ein Holonephros. Bei adulten Tieren ist dies nicht mehr der Fall, denn der persistierende Pronephros ist von dem folgenden Nierenabschnitt, dem Opisthonephros, abgetrennt. Dennoch ist die Niere recht einfach strukturiert. Das lange, schlanke Organ enthält eine begrenzte Zahl Tubuli, die im wesentlichen segmental in Längsrichtung des Rumpfes angeordnet sind und alle direkt über den Urnierengang abgeleitet werden (Abb. 288, S. 361; 291 A; 297 A, S. 370). Neunaugen besitzen große, ähnlich gestaltete Nieren. Die Nephronen sind etwas zahlreicher, ihre histologische Struktur ist jedoch insofern einzigartig, als die Bowmanschen Kapseln verschmelzen. Bei den Knochenfischen kann die Zahl der Tubuli ansteigen, doch erfolgt die Ableitung noch unmittelbar über den ursprünglichen Ausführungsgang, den primären Harnleiter, und die Niere ist im allgemeinen lang und schlank (Abb. 291 C; 292 B, C; 297 F, G).

Bei anderen Anamnia ist die Niere viel komplexer gestaltet (Abb. 289 D, S. 362; 291 B; 292 A; 293; 297 C, D). Der Vorderteil des länglichen Opisthonephros wird zunehmend reduziert, während sich der caudale Abschnitt stark ausdehnt und vergrößert, wobei die Zahl der Nephronen vervielfacht wird – eine Andeutung der Verhältnisse, wie wir sie bei den Amnioten antreffen. Solche Übergangsformen werden bei Knorpelfischen, Salamandern und Gymnophionen gefunden. Bei den Fröschen ist – im Hinblick auf die starke Verkürzung des Körpers – die ganze Niere allerdings zu einem kurzen kompakten Organ geworden. Eine Annäherung an die Verhältnisse bei den Amnioten tritt auch am Gangsystem ein. Zum Teil kann die Ableitung des Harns

²⁷ Weiter hinten gelegene Teile der Niere können gleichfalls diese Aufgabe übernehmen – unglücklicherweise haben sie die gleiche Bezeichnung erhalten.

noch über den Urnierengang erfolgen, doch besteht bei den haiähnlichen Fischen und den Amphibien eine starke Tendenz zur Entwicklung neuer, getrennter Harnleiter (in

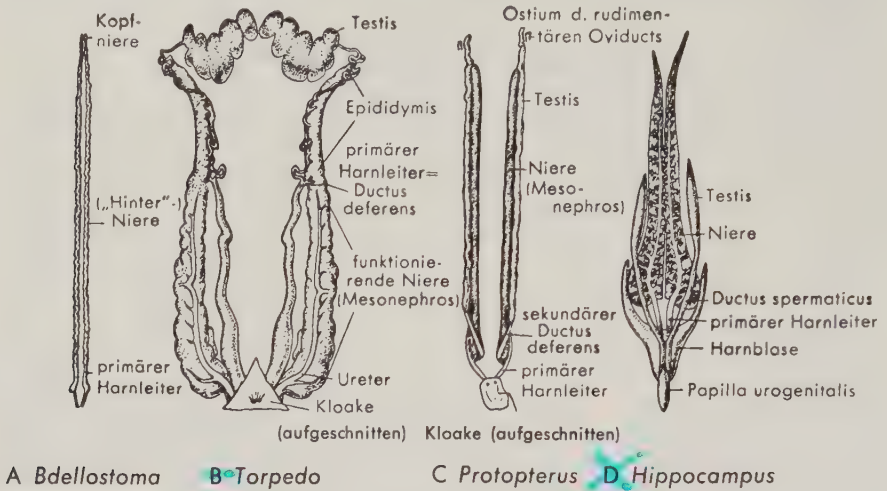


Abb. 291. Urogenitalorgane der Männchen von A *Bdellostoma* (Myxinoidea), B *Torpedo* (Elasmobranchii), C *Protopterus* (Dipnoi), D *Hippocampus* (Teleostei) (Ansicht von ventral). Bei *Bdellostoma* (A) liegt der (in der Abb. nicht dargestellte) Hoden, der an einem Mesenterium befestigt ist, zwischen den beiden Nieren und hat mit ihnen keinerlei Verbindung. Bei *Torpedo* (B) hat der Hoden jederseits den vorderen Teil der Niere als Nebenhoden (Epididymis) übernommen. Der primäre Harnleiter (Urnierengang) dient in ganzer Ausdehnung als Spermagang = Ductus deferens. Bei *Protopterus* (C) leiten dagegen die Ductuli efferentes des Hodens nur über die hintersten Nierenkanälchen ab; der Urnierengang ist somit zum überwiegenden Teil Harnleiter und nur in seinem caudalen Abschnitt Harn-Samenleiter. Bei den Teleosteen (D) ist der Spermagang, der sekundäre Ductus deferens, völlig unabhängig vom Nierensystem. (A nach CONEL; B nach BORCEA; C nach KERR, PARKER; D nach EDWARDS)

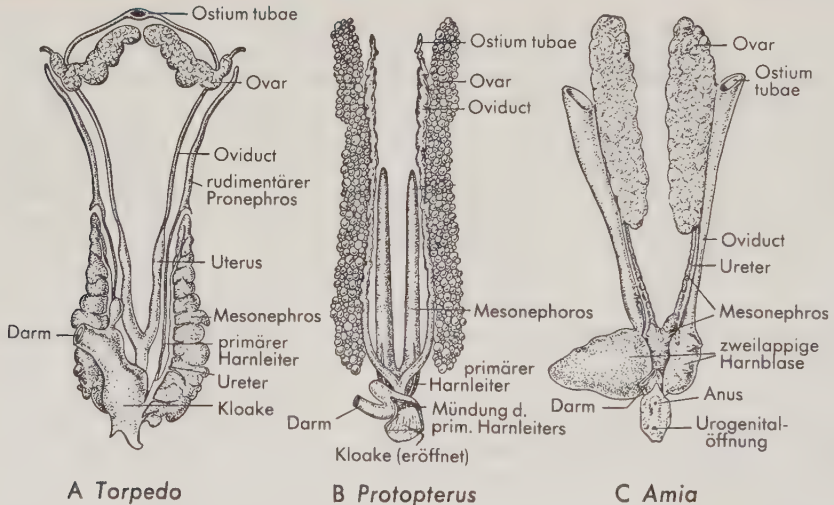


Abb. 292. Urogenitalsystem bei Weibchen von A *Torpedo* (Elasmobranchii), B *Protopterus* (Dipnoi), C *Amia* (primitiver Actinopterygier) (Ansicht von ventral). (Bei *Torpedo* ist die Schalendrüse nicht ausgebildet.) (A nach BORCEA; B nach PARKER, KERR; C nach HYRTL, GOODRICH)

der deutschsprachigen Literatur und auch in den Abbildungen dieses Buches wie üblich – wenn auch zu Unrecht – als Ureter bezeichnet). Sie weisen auf die Bildung der Ureteren bei den Amnioten hin und zielen darauf ab, den ursprünglichen Vor- bzw. Urnierengang beim männlichen Tier für den Spermientransport freizumachen. Die Actinopterygier haben dagegen in der Nierenentwicklung – wie in manch anderer Hinsicht – einen eigenen Weg eingeschlagen. Bei den Teleosteen und auch bei *Polypterus* wurde für die Ableitung der Spermien ein eigener Gang entwickelt, der keine Beziehung zu den Harnwegen aufweist. So persistiert bei ihnen ein lang ausgedehnter Opisthonephros (Abb. 291 D; 297 G, S. 370; 305 D, S. 382). Die Lungenfische (Abb. 291 C; 297 F; 305 C) zeigen eine Zwischenstufe dieses Entwicklungsweges.

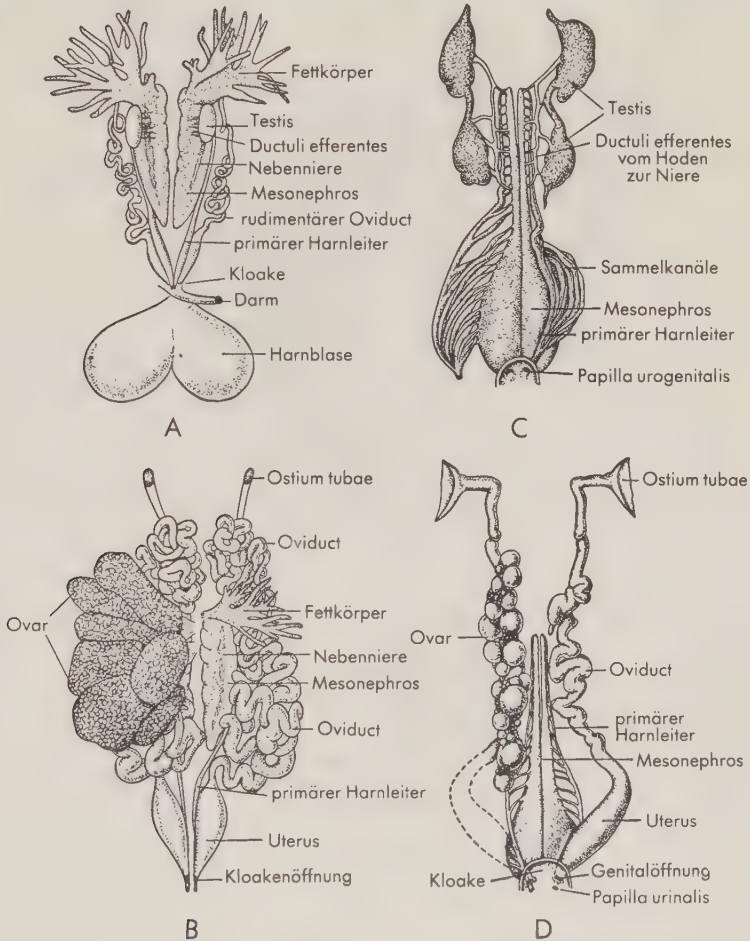


Abb. 293. Urogenitalsystem der Amphibien (in der Ansicht von ventral). A, B männliche und weibliche Organe eines Frosches (*Rana*); in B hat der Ovar (nur auf der rechten Körperseite dargestellt) nahezu den Reifezustand der Fortpflanzungsperiode erreicht. Harnblase und Darm sind in B nicht abgebildet; C, D männliche und weibliche Organe eines Schwanzlurches (*Salamandra*). In C sind die Harnsammelkanäle vom primären Harnleiter abgetrennt und ausgebreitet, um ihre Verbindung mit der Niere zu zeigen. In D ist das Ovar nur auf der rechten Seite dargestellt. Der Oviduct ist auf der gleichen Seite z. T. entfernt, damit die dahinter gelegenen Sammelkanäle und der caudale Abschnitt des primären Harnleiters sichtbar werden. (A und B nach McEWEN)

Niere der Amnioten

Die Amniotenniere stellt, wie uns dieser Überblick über die phylogenetische Entwicklung der Niere bei niederen Vertebraten und unsere frühere Beschreibung aufgezeigt haben, eine spezialisierte Endform dar, bei welcher der Trend nach einer Konzentration der Niere am caudalen Rumpfe und nach der Entwicklung eines

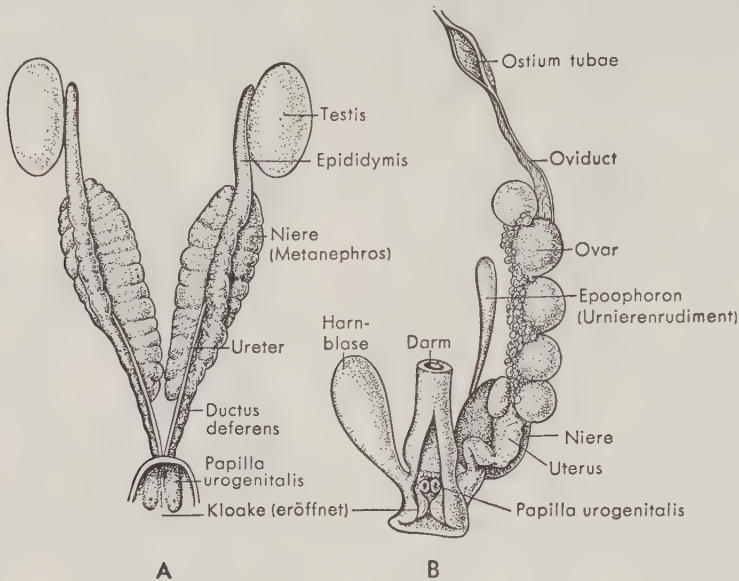


Abb. 294. Urogenitalorgane bei zwei Reptilien. A Männliche Organe von *Varanus* (Lacertilia); B weibliche Organe von *Sphenodon*. In A ist die Harnblase nicht dargestellt, in B nach der Seite gedreht. Bei *Sphenodon* (B) ist nur die linke Seite abgebildet (Ansicht von ventral). (A nach VANDEBROEK; B nach OSAWA)

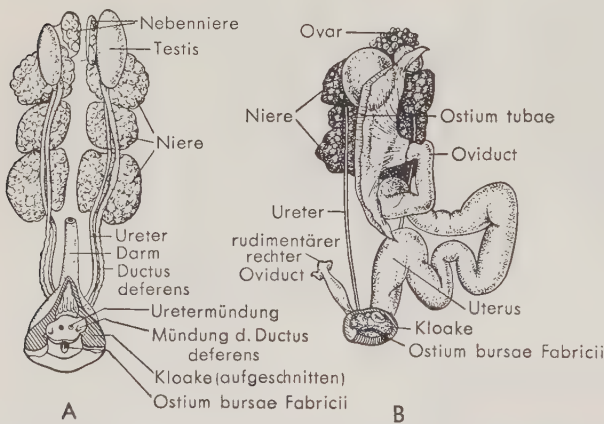


Abb. 295. A männliche, B weibliche Urogenitalorgane der Taube. Die Bursa Fabricii (eine Tasche mit lymphatischem Gewebe, s. S. 400) öffnet sich dorsal in die Kloake der Vögel. (A nach RÖSELER und LAMPRECHT; B nach PARKER)

neuen Gangsystems mit der Bildung der definitiven Ureteren ihren Höhepunkt erreicht hat (Abb. 289 E, S. 362; 297 E). Der vordere Teil des alten Opisthonephros funktioniert (als Mesonephros) nur beim Embryo; die definitive Niere, der Metanephros, wird durch eine starke Vermehrung des Nierengewebes am caudalen Rumpfe gebildet und wölbt sich in der Lendenregion in die Leibeshöhle vor.

Bei Reptilien (Abb. 294) besitzen die Nachnieren oft einen gekerbten Rand und sind in viele kleine Läppchen gegliedert, deren Sammelrohre den Harn jeweils in einen der zahlreichen Zweige des Ureters abgeben. Die Zahl der Nephrone wird für die Eidechsen (bei den verschiedenen Arten) auf 3000 bis 30 000 geschätzt. Bei den Vögeln (Abb. 295) enthält die große, gewöhnlich in drei oder mehr unregelmäßige Lappen unterteilte Niere eine größere Anzahl kleiner Glomeruli. Beim Huhn beträgt die Zahl der Nephrone etwa 200 000. Dies hängt wahrscheinlich mit der größeren Stoffwechselaktivität der Vögel zusammen und der sich daraus notwendigerweise ergebenden Zunahme der auszuscheidenden Abfallstoffe. Bei den Säugetieren ist die Zahl der Niereneinheiten ebenfalls sehr groß. Eine Maus besitzt ungefähr 20 000 Nephrone, und bei großen Säugetieren, z. B. beim Menschen oder dem Rind, geht die Zahl in die Millionen.

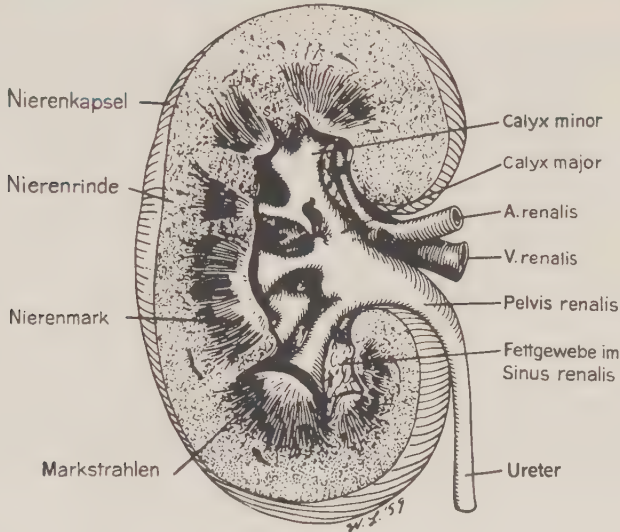


Abb. 296. Schnitt durch eine Säugerniere. (Aus WINDLE, Textbook of Histology)

Die Säugerniere (Abb. 296) ist ein kompaktes, häufig bohnenförmiges Organ, bei manchen Formen auch äußerlich sichtbar in Lappen gegliedert, mit einer kleinen Einbuchtung am Innenrand, dem *Hilus renalis*, an dem die Blutgefäße eintreten und der Ureter abgeht. In der Niere weitet sich der Ureter zu einem Nierenbecken, *Pelvis renalis*, aus, das manchmal in eine Reihe von Kelchen, *Calyces*, unterteilt ist, in die sich die Sammelrohre der Niere ergießen. Am Schnitt zeigt die Niere eine deutliche Gliederung in „Rinde“ und „Mark“ – in kortikalen und medullären Anteil, von denen der erstere Glomeruli und Tubuli contorti enthält. Die (gestreift erscheinende) Markzone beherbergt die Henleschen Schleifen und die Sammelrohre.

Ganz kurz sei hier noch auf die Blutversorgung der Niere eingegangen. Die Glomeruli, welche die Filtration durchführen und den Primärharn liefern, werden in allen Fällen durch Zweige der Aorta versorgt. Bei den Cyclostomen einerseits und den Mammalia andererseits fließt der Niere nur arterielles Blut zu. Bei allen anderen dazwischengelegenen Gruppen jedoch, von den kiefertragenden Fischen bis zu den Reptilien und bis zu einem sehr geringen Grade auch bei den Vögeln, finden wir eine zusätzliche Blutversorgung durch das Nierenfortadersystem (s. S. 422). Venöses Blut, das aus der Schwanzregion oder der Hinterextremität oder beiden Körperbezirken zum Herzen zurückströmt, wird zu einem Teil durch ein venöses Kapillarsystem

in der Niere geleitet, das die Tubuli contorti versorgt, aber nicht mit den Glomeruli in Beziehung steht.

Phylogenetische Entwicklung des Harnleiters

Die Ableitung des Harnes erfolgt bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen auf unterschiedliche Weise (Abb. 297; 305, S. 382). Der einfachen Vertebratenniere, wie wir sie bei Cyclostomen sehen, genügt ein Paar einfacher Urnierengänge. Bei ihnen werden sowohl Spermien als auch Eizellen auf ihrem Wege nach außen zunächst in die Bauchhöhle abgegeben und treten dann durch die Abdominalporen aus. Bei den

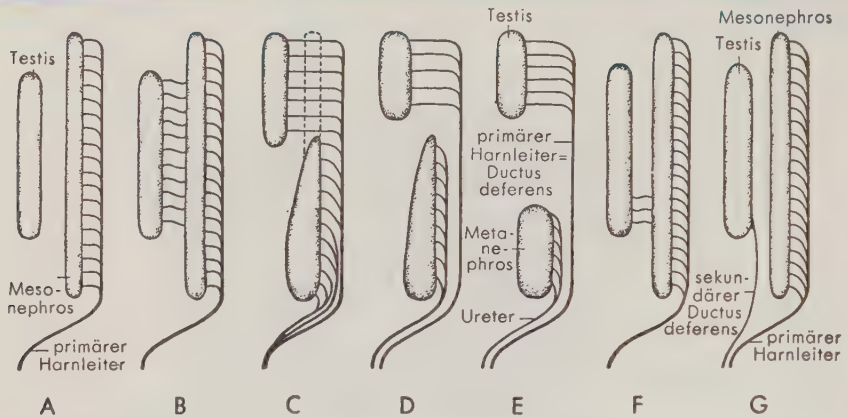


Abb. 297. Differenzierung der Ausführungsgänge der Nieren und der Gonaden bei den Männchen verschiedener Wirbeltiere (linke Seite in der Ansicht von ventral). A Stufe der Cyclostomen; primärer Harnleiter nur für das Harnsystem, Gonade nicht beteiligt; B wahrscheinlich primitiver Zustand, erhalten bei Stör und Löffelstör. Der Hoden tritt mehrfach mit der Niere und damit auch mit dem primären Harnleiter in Verbindung; C Differenzierungsstufe oberhalb von B; viele Haie und Urodelen. Der Hoden hat den vorderen Teil der ursprünglichen Niere übernommen; die Ableitung aus dem funktionierenden caudalen Abschnitt des Opisthonephros erfolgt zunehmend über eine Reihe ureterähnlicher Harnkanäle; D weiter in Richtung auf den Zustand bei Amnioten fortgeschrittenes Differenzierungsstadium: einige Haie und Urodelen. Die Ableitung des Harnes erfolgt über einen einzigen, ureterähnlichen Gang. Beim weiblichen Geschlecht (nicht abgebildet) ist bei den durch B und C repräsentierten Gruppen die Tendenz zur Ausbildung eines neuen Harnleiters nicht so deutlich wie bei den Männchen. Der in D wiedergegebene Zustand wird nur von den Weibchen weniger Formen unterhalb der Amniotenstufe erreicht; E Differenzierungszustand bei Amnioten. Bei beiden Geschlechtern wird ein einziger definitiver Ureter gebildet; F und G Lungenfische und Teleostee zeigen einen Typ der Spezialisierung, der für diese evolvierten Knochenfische typisch ist. Der Hoden steht nur noch am Hinterende mit der Niere in Verbindung (F), und bei den Teleosteen (G) entwickelt sich ein getrennter Spermagang, ein sekundärer Ductus deferens, so daß der Urnierengang für seine ursprüngliche Aufgabe der Harnableitung frei wird. In G ist der Spermagang (sekundärer Ductus deferens) nicht dem Ductus deferens, der Harnleiter nicht dem Ureter homolog, wie dies auf den ersten Blick aussehen mag.

Gnathostomen kommen jedoch die Samenkanälchen mit den Nierentubuli in Verbindung und benützen den ursprünglichen Harnleiter für die Passage. Bei einigen wenigen rezenten Vertebraten – dem australischen Lungenfisch, niederen Actinopterygiern (so bei den Stören und beim Knochenhecht), bei Fröschen und einigen wenigen anderen Amphibien (u.a. bei *Necturus*) – dient dieser Gang gleichermaßen der Ableitung der Spermien und des Harnes. Im allgemeinen ist jedoch diese Doppel-funktion ungenügend, und es kam anscheinend (wenn man es einmal so formulieren

darf) zu einem Kampf zwischen Harn- und Genitalsystem um den Besitz des Urnierenganges.

Bei den Knochenfischen hat das Harnsystem den Sieg davongetragen. So treten beim afrikanischen und beim südamerikanischen Lungenfisch sowie bei *Polypterus* die Spermien zwar noch in den primären Harnleiter ein, aber erst nahe seinem caudalen Ende (Abb. 291 C, S. 366; 297 F; 305 C, S. 382). Bei den Teleosteen hat sich das Ableitungsrohr für die Spermien, der sekundäre Ductus deferens, völlig vom Urnierengang getrennt, der nunmehr auf seine ursprüngliche Funktion als Harnleiter beschränkt ist (Abb. 291 D; 297 G; 305 D).

Bei allen anderen Gnathostomen hat der Kampf um den Urnierengang einen anderen Ausgang genommen. Der primäre Harnleiter wurde beim männlichen Geschlecht für die Spermienableitung übernommen, und für den Harnabfluß wurden ganz oder teilweise neue Gänge ausgebildet. In Abb. 297 C, D sind zwei Phasen dieses Entwicklungsprozesses dargestellt, wie wir sie einerseits bei den Elasmobranchiern, andererseits bei den Amphibien beobachten. In beiden Gruppen vollzieht sich die Ausbildung neuer Harnleiter in der Phylogenese (erwartungsgemäß) bei den weiblichen Tieren langsamer als bei den Männchen, da bei den erstgenannten für die Harnableitung keine Konkurrenz besteht. In der ersten Differenzierungsstufe entstehen kurze Sammelkanäle, die den Harn in den hinteren Teil des Urnierenganges entleeren. An dieses Stadium schließt sich ein Zustand an, den wir bei vielen Amphibien und weiblichen Haien verwirklicht finden. Hier verlaufen die am weitesten caudal gelegenen Sammelrohre getrennt zur Kloake oder treten erst kurz vor der Kloakeneinmündung des Urnierenganges in diesen ein, während die vorderen Sammelrohre noch in den alten Gang abfließen. In der Endstufe dieser Entwicklung, die bei den männlichen Haien und in paralleler Weise bei einigen wenigen männlichen Amphibien erreicht wird, vereinigen sich alle Sammelrohre der Niere zu einem einzigen, selbständig zur Kloake führenden Gang, so daß der Urnierengang für den Spermientransport frei wird. Es ist somit ein neuer Harnleiter entstanden, der dem Ureter vergleichbar ist, den wir zuvor als den definitiven Ausführungsgang der Niere bei den Amnioten beschrieben haben.

Harnblase

Bei der Mehrzahl der Wirbeltiere ist in irgendeiner Form ein Hohlorgan entwickelt, ein dehnbarer Sack, in dem der Harn gespeichert werden kann. Bei den weiblichen Elasmobranchiern und bei einigen der primitiveren Knochenfische (Abb. 292 C, S. 366; 312 D, E, S. 389) kann aus den vereinigten hinteren Endstücken der Urnierengänge oder am Hinterende jedes einzelnen Ganges eine kleine Harnblase (oder ein Sinus urogenitalis) gebildet werden. Bei den männlichen Elasmobranchiern wird das Sperma über die primären Harnleiter abgeführt und längs ihrer Verlaufsstrecke entwickelt sich keine Blase. Jedoch können kleine, blasenähnliche Aussackungen an den sekundären Harnleitern auftreten, die bei dieser Gruppe gebildet werden. Bei Cyclostomen und Teleosteen (Abb. 291 D, S. 366; 312 A, S. 389) kann eine Harnblase von der Kloake abgegrenzt werden.

Auf diese Weise entsteht auch die Harnblase der Tetrapoden. Sie bildet bei ihnen einen Sammelbehälter für den Harn, der von den Nieren (annähernd) kontinuierlich zugeleitet, in der Blase vorübergehend gespeichert und dann in Intervallen abgegeben wird. Bei manchen Formen (so bei den Fröschen und wahrscheinlich bei den Schildkröten) dient sie als Wasserreservoir. Das Wasser kann resorbiert werden, um der Austrocknung des Tieres unter terrestrischen Bedingungen entgegenzuwirken. Bei Amphibien und bei einigen Reptilien entwickelt sich die Harnblase als Aussackung vom Boden der Kloake aus (Abb. 293 A, S. 367; 294 B; 313 A, S. 389). Die

Harnleiter münden nicht unmittelbar in die Blase ein, sondern in den oft langgestreckten Blasenhalshals, der Blasenkörper und Kloake verbindet. Die Entleerung der Harnblase erfolgt über die gemeinsame Kloakenöffnung. Bei den Säugetieren treten die Ureteren direkt in die Blase, so daß der Harn nicht mehr die Kloake passieren muß, um sie zu erreichen. Bei den Reptilien (Abb. 313 A, S. 389) beteiligt sich auch die Allantois an der Bildung der Harnblase. Sie ist bei *Sphenodon*, den Schildkröten und bei den meisten Eidechsen nachweisbar. Bei einigen wenigen Eidechsen (Amphisbaenen und Waranen) ist sie jedoch im adulten Zustand verlorengegangen. Sie fehlt auch bei den (adulten) Vögeln mit Ausnahme des Straußes. Bei diesen Formen gelangt der Harn in die Kloake, wo er sich mit den Faeces vermischt.

Bei den Säugetieren geht die Harnblase aus der Kloake hervor, die durch ein Septum urorectale in einen dorsalen Teil, das Rectum, und in einen ventralen Abschnitt zerlegt wird, aus dessen dorsocranialem Bereich sich die Harnblase bildet. Nach cranial setzt sie sich zunächst in die Allantois fort, deren Bedeutung als embryonaler Harnsack wir in einem früheren Kapitel hervorgehoben haben (s. S. 143). Der intraabdominale Allantoisgang (*Urachus*) obliteriert jedoch schon sehr früh, zusammen mit dem ursprünglichen cranialen Ende der Harnblase.

Die Harnblase der Tetrapoden ist ein stark dehnbares Organ mit einer kräftigen Wand, die besonders bei den Säugern dicke Lagen glatter Muskulatur enthält. Die Epithelauskleidung, die mit dem (wenig treffenden) Namen *Übergangsepithel* bezeichnet wird, vermag sich in besonderer Weise dem wechselnden Füllungszustand des Organs anzupassen. Wenn die Blasenwand kontrahiert ist, erscheint das Epithel dick und mehrschichtig. Wird sie gedehnt, so kommt es zu einer Umformung der Zellen, wobei sich besonders die Deckzellschicht stark abplattet.

Genitalorgane

Die geschlechtliche Fortpflanzung ist ein Charakteristikum so gut wie aller Vertebraten, nur einige wenige Eidechsen sind parthenogenetisch. Im Gegensatz zu den Wirbellosen sind bei einer überwältigenden Mehrheit der Wirbeltiere die Geschlechter funktionell getrennt. Wir unterscheiden die eigentlichen Geschlechtsorgane, die *Gonaden* – Ovar oder Hoden –, und die Ableitungswege. In den Gonaden bilden sich die *Gameten* – Eizellen oder Spermien –, durch deren Vereinigung die Entwicklung einer neuen Generation eingeleitet wird. Bei allen Gnathostomen stehen mit den Gonaden Gänge oder Kanäle in Verbindung, in denen der Transport der Gameten erfolgt und die bei bestimmten Formen oder Tiergruppen dem heranwachsenden Keim innerhalb des weiblichen Körpers Schutz und Ernährungsmöglichkeiten bieten. Bei verschiedenen Gruppen können Kopulationsorgane entwickelt sein, die bei der inneren Befruchtung der Eizellen mithelfen. Sekundär beeinflusst der Geschlechtscharakter eines Individuums häufig die allgemeine Körpergröße, bestimmte Körperproportionen oder andere Merkmale, wie das Gefieder der Vögel, die Brustdrüsen der Säuger, das Geweih oder die Hörner der Ruminantia.

Bestimmung und Differenzierung des Geschlechts

Das Geschlecht eines Individuums hängt bei den Wirbeltieren grundsätzlich von der Art seines chromosomalen Erbes ab, dem Verhältnis zwischen den männlichen und den weiblichen Potenzen, die es von den Eltern empfangen hat. Wie wir in Kapitel 5 dargelegt haben, wird die erste Entwicklungsphase des Embryos hauptsächlich durch die bereits im unbefruchteten Ei vorhandene Organisation bestimmt, und der Einfluß des Spermiums und der von ihm zugeführten Erbfaktoren tritt erst in einem späteren

Stadium deutlicher hervor. Infolgedessen hat der junge Keim sozusagen keine Kenntnis, zu welchem Geschlecht er sich entwickeln wird, und muß sich für beide Möglichkeiten vorbereiten. Wir finden deshalb, daß für einige Zeit die Geschlechtsorgane des Embryos in einem *Indifferenzstadium* bleiben. Während dieser Zeit entwickeln sich die Gonaden und ihre Ausführungsgänge weiter, ohne daß sich Anzeichen einer spezifisch männlichen oder weiblichen Differenzierung erkennen lassen (Abb. 298 C; 300 A, B). Schließlich wird jedoch, wahrscheinlich in Verbindung mit dem Beginn der Hormonproduktion, die Entwicklung in Richtung auf das eine oder

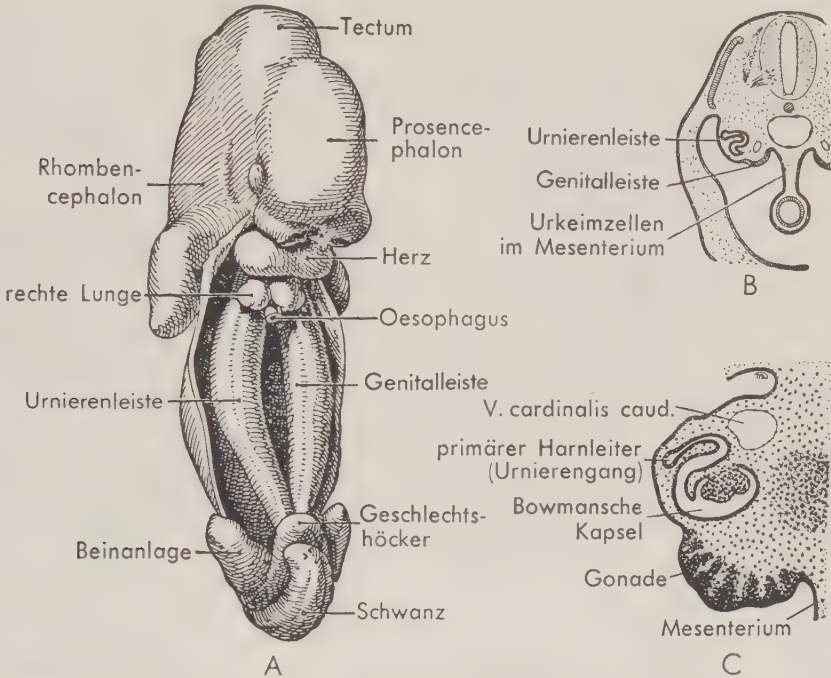


Abb. 298. A Genital- und Urnierenleiste bei einem menschlichen Embryo von 9 mm (in der Ansicht von ventral). Ventrale Bauchwand und Darmtrakt entfernt. Gonadenanlage und Urniere wölben sich als Urogenitalfalte in das Coelom vor; B Querschnitt durch einen etwas jüngeren Embryo (7 mm), C durch einen etwas älteren Embryo (100 mm). Bei letzterem bilden sich in diesem Stadium in der noch „indifferenten“ Gonade die primären Keimstränge, in der Urniere Glomerulus und Bowmansche Kapsel der Nierenkanälchen. (Aus AREY)

andere Geschlecht festlegt. Die Gonaden differenzieren sich eindeutig zu Hoden oder Ovarien, und nur die Ausführungsgänge und sonstigen akzessorischen Organe entwickeln sich weiter, die für das jeweilige Geschlecht geeignet sind. Die nicht mehr „passenden“ Organe für das entgegengesetzte Geschlecht stellen ihr Wachstum ein und werden häufig resorbiert. Manchmal verharren sie jedoch auf der erreichten Entwicklungsstufe und bleiben als Rudimente auch beim adulten Tier erhalten.

Die Mechanismen der Geschlechtsbestimmung sind jedoch so fein ausbalanciert, daß bei sehr vielen Vertebraten die Gonaden (sozusagen) zögern, sich zwischen den beiden möglichen Alternativen zu entscheiden und sowohl Eizellen als auch Spermien entwickeln möchten. Nur in seltenen Ausnahmefällen (u. a. bei den Teleosteerfamilien Serranidae und Sparidae) kommen beide Typen der Gameten im gleichen Individuum zur gleichen Zeit zur Reifung, so daß ein funktionstüchtiger Hermaphrodit entsteht;

sexuelle Zwischenstufen der einen oder anderen Art sind allerdings gar nicht so selten. Einige wenige Schleimfische²⁸ bleiben während des ganzen Lebens intersex und steril. Die männlichen Kröten der Gattung *Bufo* besitzen zusätzlich zum Hoden ein ovarähnliches Organ, das *Biddersche Organ*. Bei den Fröschen der Gattung *Rana* können genetisch männliche Individuen in der Jugend funktionsfähige Weibchen sein und erst in einem späteren Stadium zu männlichen Tieren umdifferenziert werden und Spermien bilden.

Gonaden

Die Organentwicklung vollzieht sich bei den Wirbeltieren mit recht unterschiedlicher Geschwindigkeit (heterochrones Wachstum). Das Nervensystem entwickelt sich z. B. während der frühen Embryonalzeit außerordentlich rasch, primäre und sekundäre Geschlechtsorgane dagegen am langsamsten von allen Organsystemen. Diese unterschiedliche Wachstums- und Differenzierungsgeschwindigkeit hängt mit der Tatsache

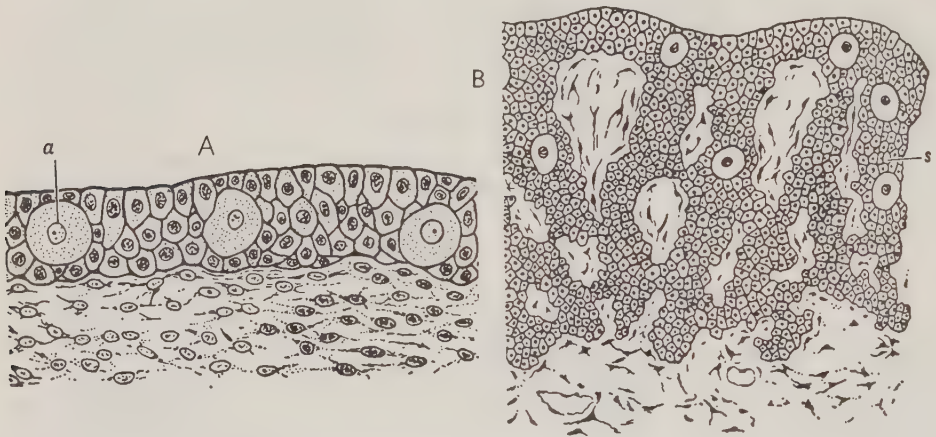


Abb. 299. Frühe Stadien der Entwicklung der Säugergonade. A Schnitt durch das Keimepithel der Gonade in einem sehr frühen, indifferenten Stadium. Urkeimzellen (a) sind in das Keimepithel eingelagert, jedoch noch keine Keimstränge entwickelt; B in einem etwas älteren Stadium sind die Keimstränge (s) bereits vom Keimepithel in das Stroma eingewachsen. (Aus MAXIMOV und BLOOM)

zusammen, daß manche Organe schon bei der Geburt oder bereits während des embryonalen Lebens funktionsfähig sein müssen, während die sexuelle Reifung erst relativ spät erfolgt. Die Gonaden treten erst in einem Ontogenesestadium in Erscheinung, in dem die meisten der anderen Organsysteme „ausgeformt“ sind und die Leibeshöhle voll entwickelt ist. Paarige, längsverlaufende *Genitalleisten* (Genitalfaltten) bilden sich medial des Mesonephros, jederseits vom Mesenterium dorsale, in der Hinterwand des Coeloms (Abb. 298). Zu Beginn ihrer Entwicklung erscheinen die Gonadenanlagen als längliche Leisten, doch formen sie sich in den späteren Stadien um, und die Gonaden werden zu verhältnismäßig kurzen, kompakten Organen, wobei sich das Gewebe mehr im vorderen Abschnitt der Gonadenanlagen konzentriert. Das *Keimepithel*, das die Genitalleiste überzieht und sich kontinuierlich in die mesodermale Epithelauskleidung des übrigen Coeloms fortsetzt, bildet das wichtigste

²⁸ Nach MARINELLI und STRENGER (1956) findet sich ein sexuell indifferenten Zustand nur bei unentwickelten Individuen.

Strukturelement der Gonade (Abb. 298 B, C; 299 A; 300 A). Es wird von Mesenchym unterlagert, aus dem die Bindegewebsstrukturen der sich entwickelnden Gonade hervorgehen und auch – zumindest bei den höheren Vertebraten – die *Zwischenzellen* entstehen, die wir als Bildungsstätte des männlichen Gonadenhormons bereits erwähnt haben.

Vor der Beendigung des indifferenten Stadiums vermehrt sich das Mesenchym; die Gonadenanlagen wölben sich im allgemeinen von der dorsalen Leibeswand in das

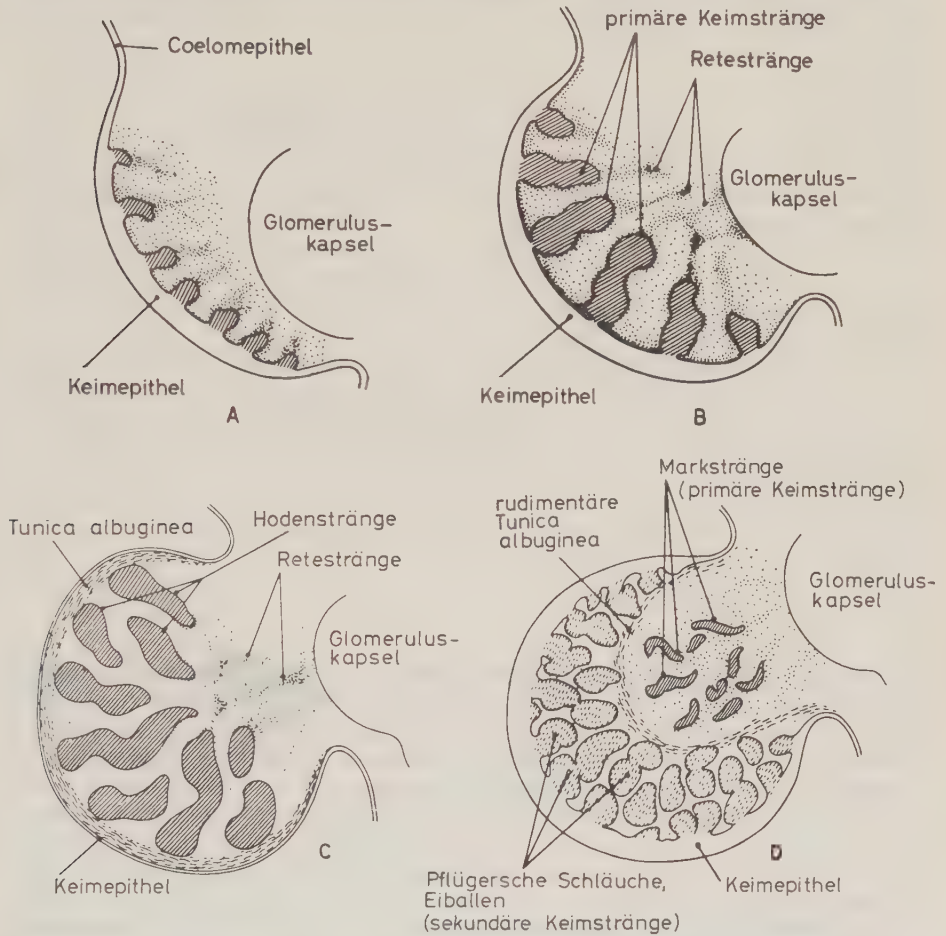


Abb. 300. Entwicklung von Hoden und Ovar beim Säugetier. A Genitalleiste mit Keimepithel, von dem aus die Keimstränge einzuwachsen beginnen. Dieses Stadium liegt etwas vor der in Abb. 299 B dargestellten Entwicklungsphase; B die Gonade ist noch nicht differenziert; die Keimstränge sind gut entwickelt und beginnen, die Retestränge zu bilden, aus denen in der sich zum Hoden differenzierenden Gonade das Rete testis hervorgehen wird; C Entwicklung des Hodens; das Keimepithel geht zugrunde und wird durch eine Bindegewebsschicht, die Tunica albuginea, ersetzt, die den Hoden umschließt; die Hodenstränge entwickeln sich zu den Hodenkanälchen, die Retestränge zum Rete testis; D frühes Entwicklungsstadium eines Ovars; die primären Keimstränge und die Retestränge sind weitgehend rückgebildet; die sekundären Keimstränge (Pflügersche Schläuche, Eiballen) sind in reichem Maße ausgebildet und enthalten die Ureizellen, aus denen durch Teilungs-, Wachstums- und Reifungsprozesse die reifen Eizellen hervorgehen. (Aus BURNS, in WILLIER, WEISS und HAMBURGER, Analysis of Development)

Coelom vor. Vom Keimepithel, das die Oberfläche überzieht, wachsen fingerförmige Epithelsprosse, die *primären Keimstränge* (Abb. 298 C, S. 373; 299 B; 300 B), in das unterlagernde Mesenchym ein. Diese Stränge enthalten neben Stützelementen die Keimzellen, aus denen später zumindest die Spermien hervorgehen.

Die Annahme liegt nahe, daß diese Keimzellen an Ort und Stelle im mesodermalen Epithel entstanden seien. Doch ist dies nicht der Fall. Eine Reihe von Befunden spricht dafür, daß die ersten in Ovar oder Testis auftretenden Keimzellen aus dem Entoderm eingewandert sind. Bei Embryonen jeder Wirbeltierklasse – von den Cyclostomen bis zu den Säugern – konnten im caudalen Darmentoderm Zellen nachgewiesen werden, die sich deutlich von den gewöhnlichen Epithelzellen des Verdauungstraktes unterscheiden und als *Urkeimzellen* anzusprechen sind. Verfolgt man eine Reihe von Stadien, so kann man sehen, daß diese abweichend gestalteten Zellen die Darmwand verlassen und – entweder über das dazwischenliegende Gewebe (Abb. 298 B) oder auf dem Blutweg – in das Keimepithel der Gonadenanlagen einwandern. Allgemein wird angenommen, daß sich aus ihnen zumindest eine erste Generation der Gameten entwickelt. Ob sie jedoch die endgültige Quelle aller während des Lebens von einem Individuum gebildeten Eizellen oder Spermien sind, ist ungewiß, und es ist möglich, daß ihre Funktion lediglich in der Einleitung und Stimulierung des Bildungsprozesses der Gameten besteht. Hierfür liegen allerdings bisher noch keinerlei Beweise vor.

Die Biologen haben oft die Tatsache hervorgehoben, daß bei den Tieren im allgemeinen die Keimzellen ein außerordentlich unabhängiges Gewebe darstellen. Der gesamte übrige Körper, das Soma, ist von diesem Standpunkt aus nur ein temporäres Anhangsgebilde, welches das potentiell unsterbliche Keimplasma beherbergt und schützt: *Keimbahnlehre*. Bei vielen Evertebraten unterscheiden sich die künftigen Keimzellen von den übrigen embryonalen Zellen schon in einem sehr frühen Furchungsstadium; die Wanderung der Wirbeltierkeimzellen ist möglicherweise gleichfalls Ausdruck ihrer Sonderstellung.

Ovar • Oogenese

Nach dem indifferenten Stadium degenerieren in dem sich entwickelnden Ovar die *primären Keimstränge*. Die in ihnen gelegenen Keimzellen gehen zugrunde. Die Epithelstränge bleiben als Markstränge noch einige Zeit im Inneren des Ovars erhalten. Vom Keimepithel wachsen *sekundäre Keimstränge* in die Rindenzone des Ovars ein (Abb. 300 D). Sie enthalten die *Oogonien* (Ureizellen), aus denen durch wiederholte Teilungen, Wachstumsvorgänge und einen komplizierten Reifungsprozeß – *Oogenese* – schließlich die Eizellen – *Oozyten* – hervorgehen. Durch eine Mesenchymwucherung werden die Keimstränge in *Eiballen* zerlegt. Schließlich kann jede reifende Eizelle von einer zunächst einschichtigen, später mehrschichtigen Epithellage, Follikel­epithel, umgeben werden, die von den Abkömmlingen des in Form der Keimstränge eingewanderten Keimepithels stammt. Wir sprechen dann von einem *Primär- bzw. Sekundärfollikel*. Das Bindegewebe, das die sich vergrößernden Follikel umhüllt, ordnet sich in konzentrische Schichten und wird als *Theca folliculi* bezeichnet. Bei vielen Formen treten in der weiteren Entwicklung im Follikel­epithel Spalten auf, die zu einem Hohlraum, dem *Cavum folliculi*, zusammenfließen. Der Follikel ist nunmehr zum *de Graafschen Follikel* geworden. Die Follikel­epithelzellen spielen eine wesentliche Rolle bei der Ernährung der wachsenden Eizelle und bilden Sexualhormone. Bei Formen mit dotterreichen Eiern werden die Follikel außerordentlich groß und wölben die Oberfläche des Ovars stark vor.

In den Perioden der Fortpflanzungsaktivität reißen die Bindegewebszüge ein, die den reifen, nahe an die Oberfläche des Ovars gerückten Follikel überdecken (Abb.

301; 302). Der Follikel platzt, und die Eizelle tritt in das Coelom. Wir bezeichnen diesen Vorgang als *Ovulation*. Bei Formen mit solidem Reiffollikel ist dieser Prozeß entsprechend modifiziert. Für das Platzen der Follikel spielt der Druck des Liquor folliculi in der Follikelhöhle sicherlich nicht die entscheidende Rolle. Bei den meisten niederen Vertebraten wird der Follikel schnell resorbiert; bei den Säugern und den lebend gebärenden Kaltblütern persistiert er jedoch für einige Zeit und wird zum *Corpus luteum* (Gelbkörper) umgebaut. Das Corpus luteum sezerniert als endokrine Drüse Progesteron (s. S. 542), das bei den Säugetieren den Uterus für die Implantation der Eizelle vorbereitet und die Entwicklung der Placenta anregt, nachdem eine

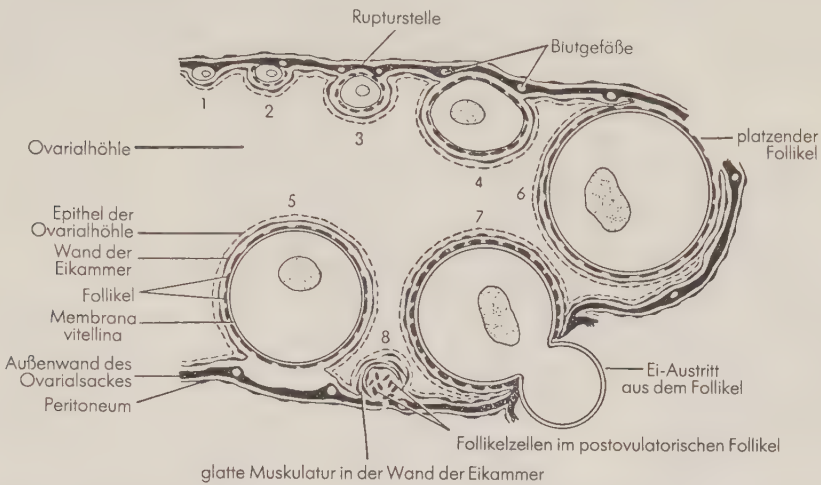


Abb. 301. Schnitt durch das Ovar eines Frosches. 1–5 Wachstumsstadien der Follikel; 6 und 7 Platzen des Follikels und Austritt des Eies; 8 postovulatorischer Follikel. (Aus TURNER)

Implantation erfolgt ist. Die Zahl der Eizellen, die im Ovar zur gleichen Zeit heranreifen, ist bei den meisten Gruppen klein – sie reicht oft von zwei bis zu einem Dutzend. Bei den Amphibien können zur Laichzeit Hunderte oder sogar Tausende reifer Eizellen vorhanden sein, und bei den Actinopterygiern mögen es Hunderttausende oder sogar Millionen winziger Eier sein. (Der Kabeljau legt in einer Saison schätzungsweise 4 000 000 Eier ab.) In einem frühen Embryonalstadium wird ein großer Vorrat an kleinen Eizellen gebildet, aus dem die in den einander folgenden Fortpflanzungsperioden herangereiften Eizellen freigesetzt werden. Es wurde früher angenommen, daß nach dieser Embryonalphase keine weiteren Eizellen mehr produziert würden. Die große Zahl der Eier, die von vielen Fischen und Amphibien abgelegt wird, deutet jedoch darauf hin, daß auch später Keimzellen aus dem Keimepithel an der Oberfläche des Ovars proliferieren. Bei Formen dagegen, bei denen jeweils nur wenige Eizellen heranreifen, wird augenscheinlich der in diesem Falle überreiche Vorrat nicht ausgeschöpft, und Eizellen gehen in den unterschiedlichsten Entwicklungsphasen zugrunde.

Das Ovar ist gewöhnlich paarig, in der Ruheperiode von einfacher, ovoider Gestalt, zur Zeit der Fortpflanzungsaktivität dagegen häufig vergrößert und von unregelmäßiger Kontur. Bei den Cyclostomen verschmelzen die paarigen Gonaden, bei vielen Teleosteen die beiden Ovarien zu einem einzigen median gelegenen Organ. Bei einer großen Zahl der Teleosteen umschließt das Ovar einen Hohlraum, dessen Lumen sich unmittelbar in den bei ihnen gebildeten Oviduct fortsetzt (s. S. 383). Bei vielen

Elasmobranchiern bleibt das linke Ovar unentwickelt; bei nahezu allen Vögeln und dem primitiven Säuger *Ornithorhynchus* reift allein das linke Ovar heran. Bei Amphi-

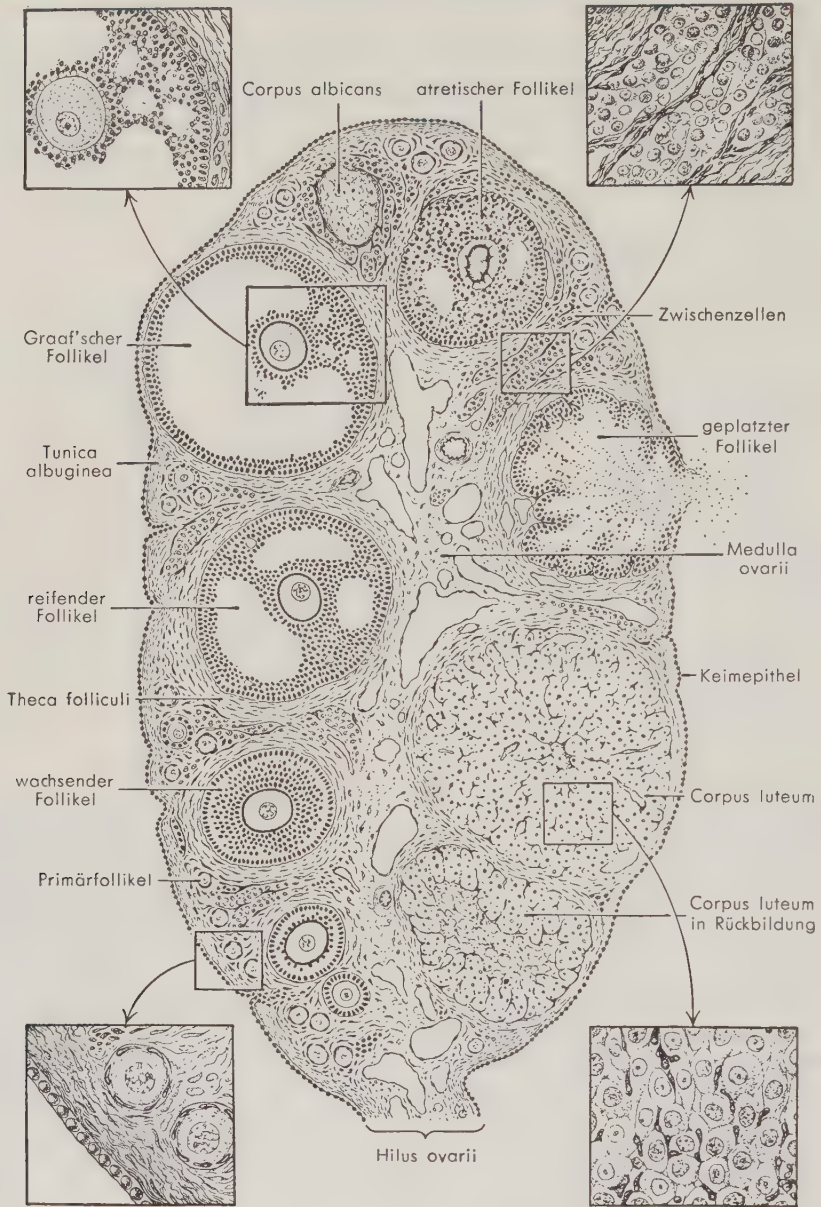


Abb. 302. Schematische Darstellung verschiedener Entwicklungsstadien der Follikel in einem Säugetierovar. Auf der linken Seite sind einige Differenzierungsstufen vom Primärfollikel bis zum Graaf'schen Follikel, rechts Follikelsprung, Blüte- und Rückbildungsstadium des Corpus luteum dargestellt. Die Endstufe des rückgebildeten Corpus luteum ist das Corpus albicans (oben). Ein wachsender Follikel kann (selbst noch im Bläschenstadium) rückgebildet werden: atretischer Follikel (oben rechts). (Aus TURNER)

bien und Reptilien ist das Ovar hohl und enthält zentral lymphgefüllte Hohlräume, bei den Vögeln sind diese Lymphräume kleiner und zahlreicher. Marsupialier und placentale Säuger besitzen eine mehr solide Struktur des zentralen Teils des Ovars, die aus Bindegewebe bestehende Markzone.

Testis

Die Frühentwicklung des Hodens verläuft bis zur Ausbildung der primären Keimstränge (Abb. 300 C, S. 375) ähnlich wie die des Ovars. Von diesem Zeitpunkt ab gehen jedoch die Entwicklungswege der beiden Organe auseinander. Im Hoden werden keine sekundären Keimstränge gebildet; vielmehr formen sich die primären Keimstränge zu einer Reihe von Hohlstrukturen um, in denen die Spermien heranwachsen und reifen. Bei den Anamniern sind diese Gebilde gewöhnlich kleine,

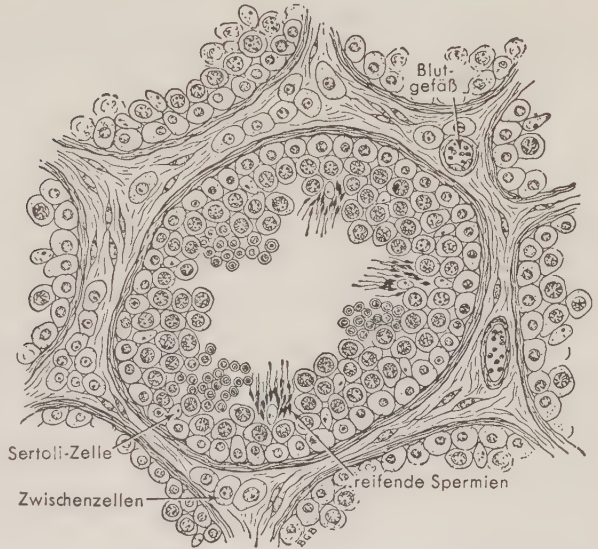


Abb. 303. Schnitt durch ein Samenkanälchen (Tubulus seminiferus) eines Säugerhodens und das umgebende interstitielle Bindegewebe. Nicht alle (hier abgebildeten) Stadien der Spermatogenese sind normalerweise gleichzeitig in einem Tubulusquerschnitt zu sehen. (Aus HOOKER in FULTON-HOWELL)

rundliche *Testisampullen*, bei den Amnioten und einigen Teleostern werden sie zu länglichen *Samenkanälchen* (*Tubuli seminiferi*) (Abb. 303). Ihre epitheliale Wand besteht aus den Keimzellen und den weniger zahlreichen Stützzellen, den *Sertoli-zellen*. Im basalen Anteil des Epithels liegen gering differenzierte Elemente, die *Spermatogonien* (Ursamenzellen). Aus ihnen gehen nach wiederholten Teilungen die *Spermatozoen* (Spermien) hervor. Nachdem sie genetisch fertig entwickelt sind (Spermiden), erfahren sie ihre histogenetische Ausgestaltung zu Spermien zwischen den Plasmafortsätzen der Sertolizellen. Ein Spermium besteht aus wenig mehr als aus einem Kopf, der das Kernmaterial enthält, und einem langen, beweglichen Schwanz. Selbst bei kleinen Tieren kann die Gesamtproduktion dieser winzigen Gameten bis in die Milliarden gehen.

Die Entwicklung der Samenzellen, die *Spermatogenese*, ist bei den meisten Wirbeltieren ein zyklischer Prozeß. Die Ampullen, in denen bei niederen Vertebraten die Spermien gebildet werden, sind erweiterungsfähig und so bis zu einem (allerdings geringen) Grade den Follikeln vergleichbar. Nachdem die Spermien während der Laichzeit ausgeschieden wurden, werden die betreffenden Ampullen resorbiert und durch andere ersetzt, die sich in der Zwischenzeit etwas langsamer entwickelt haben.

Die Samenkanälchen der höheren Vertebraten sind dagegen charakteristische Dauerstrukturen, in denen sich der Vorgang der Spermatogenese fortwährend wiederholt, ohne daß sie nennenswert verändert werden.

Der Hoden ist im ganzen mehr ein kompaktes und gleichmäßig gestaltetes Organ als das Ovar und unterliegt keinen so ausgeprägten jahreszeitlichen Formveränderungen. Bei den Cyclostomen vereinigen sich die beiden Testes, und bei den Haien kann eine teilweise Verschmelzung stattfinden. Bei verschiedenen Vögeln und Säugetieren ist der linke Hoden eher etwas größer als der rechte.

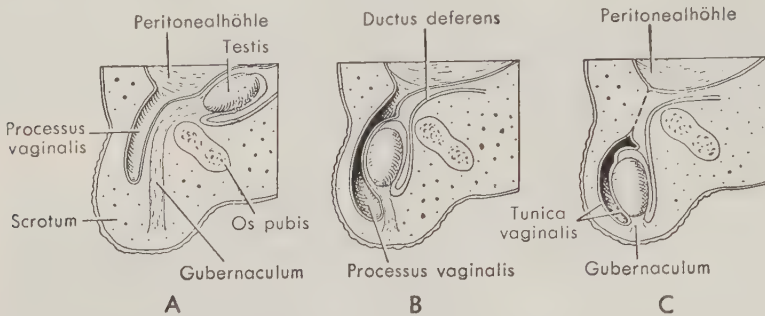


Abb. 304. Descensus testis bei Säugern (Sagittalschnitte, Ventralseite des Körpers in der Abbildung links). Als Leitstruktur des Hodens dient das Inguinalband der Urniere und der Keimdrüse, das zum Gubernaculum testis wird. Vom Coelom stülpt sich der Proc. vaginalis aus. Diese Aussackung bildet die Tunica vaginalis testis. Die unterbrochene Linie in C gibt die Lage des Leistenkanals bei Formen an, bei denen der Proc. vaginalis nicht völlig geschlossen ist. (Aus TURNER)

Bei den meisten Wirbeltieren behalten die Gonaden ihre Lage im oberen Teil der Abdominalhöhle auch beim adulten Tier bei. Bei der Mehrzahl der Säuger jedoch erfolgt ein *Descensus testis*. Paarige Bauchfelltaschen, die sich äußerlich als Skrotaltaschen vorwölben, werden am Boden der Bauchhöhle gebildet. Wir bezeichnen sie als *Processus vaginales peritonei*. Während ihrer Entwicklung (Abb. 304) „wandern“ die Hoden aus ihrer ursprünglichen Position an der hinteren Rumpfwand caudal- und ventralwärts in die unmittelbare Nachbarschaft des jeweiligen Proc. vaginalis, wobei jeder Hoden seinen Ausführungsgang mitnimmt. Als Leitstruktur dient das caudale Keimdrüsenband, das *Gubernaculum testis*. In einigen Fällen bleibt der Proc. vaginalis peritonei jederseits in offener Verbindung mit der Peritonealhöhle, die Hoden können zwischen den Fortpflanzungsperioden durch den M. cremaster in das Abdomen zurückgezogen werden. Bei anderen Säugern bleiben die Aussackungen der Leibeshöhle dauernd abgeschlossen. Doch besteht hier nichtsdestoweniger eine schwache Stelle in der Bauchwand. Sie kann bei stärkerer Belastung nachgeben, und es kommt zur Ausbildung der vom Menschen bekannten Leistenhernie. Die Ursache für das rätselhafte Phänomen des Hodendescensus ist noch nicht sicher geklärt. Man hat u. a. daran gedacht, daß die Innentemperaturen des Säugerkörpers für den empfindlichen Vorgang der Spermio-genese zu hoch sein könnten. Die Temperaturen in den Skrotaltaschen sind etwas niedriger²⁹. Bei einigen Säugetieren, z. B. bei den Walen, erfolgt allerdings kein Descensus testis, dennoch werden offensichtlich lebensfähige Spermien gebildet.

²⁹ Bei den Vögeln findet kein Descensus testis statt, obwohl die Körpertemperaturen etwas höher sind als bei den Säugetieren. Die Hoden liegen allerdings in der Nähe der Luftsäcke (s. S. 331), die möglicherweise eine gewisse „Kühlung“ herbeiführen. Dem Descensus testis der männlichen Säugetiere wird auch eine semantische Bedeutung zugeschrieben, die mit der Ausprägung auffälliger ornamentaler Merkmale an Sexual- und Analpol einhergeht.

Oviduct und seine Derivate bei niederen Vertebraten

Bei *Branchiostoma* werden die Keimzellen von den paarigen, segmental angeordneten Gonaden (sackförmige, abgegliederte Coelomabschnitte) in den Peribranchialraum entleert und gelangen durch den Branchioporus nach außen. Bei den Cyclostomen werden sowohl Eizellen als auch Spermien in das Coelom abgegeben. Sie müssen ihren eigenen Weg zum hinteren Ende der Leibeshöhle finden, wo sie durch die meist paarigen, in der Fortpflanzungsperiode geöffneten *Abdominalporen* austreten. Bei allen Gnathostomen werden die Spermien durch geschlossene Kanäle abgeleitet, die Eizellen dagegen in den meisten Fällen noch in das Coelom abgegeben. Sie sind jedoch in der Leibeshöhle nicht wirklich frei, denn sie werden normalerweise von der trichterförmigen Öffnung des Eileiters aufgenommen, die sich dem Ovar eng anlegt. Ein Eileiter, *Oviduct*, dient – mit den verschiedensten regionalen Modifikationen – bei den meisten kieferbesitzenden Vertebraten dem Eitransport (Abb. 292–294, S. 366 ff.). In seiner Verlaufsstrecke können verschiedene Ausweitungen und Differenzierungen vorhanden sein. Wir finden u. a. Einrichtungen für eine Speicherung der Eier vor der Ablage, für die Ausbildung einer Eischale oder (bei lebendgebärenden = *viviparen* Formen³⁰) für die Retention der befruchteten Eizelle während der Embryonalentwicklung.

Der embryonale Oviduct (Müllerscher Gang) läuft dem Urnierengang parallel. Bei Elasmobranchiern und Urodelen entsteht er durch eine Längsspaltung dieses Ganges in zwei Ableitungsrohre. Bei einigen Tetrapodengruppen bestehen Anzeichen für eine ähnliche Genese und bei einigen niederen Actinopterygiern – Stören und Löffelstören – bildet der Oviduct selbst beim adulten Tier einen Seitenzweig des Urnierenganges. Bei den meisten Tetrapoden und bei vielen Fischen bildet sich jedoch der Oviduct unabhängig davon als Abfaltung des Coelomepithels längs der Urogenitalfalte oder entsteht als solider Gewebsstrang in enger Nachbarschaft des Urnierenganges. Möglicherweise ist der weibliche Eileiter (wie der noch zu beschreibende männliche Samenleiter) ursprünglich aus den Harnwegen hervorgegangen, hat sich jedoch so spezialisiert, daß selbst der ontogenetische Hinweis auf einen derartigen Ursprung verlorengehen konnte. Wie zu erwarten, wird der im „Indifferenz“stadium bei allen Embryonen angelegte Oviduct bei männlichen Tieren gewöhnlich bis auf Spuren rückgebildet. Ausnahmsweise kann er bei den Männchen einiger Amphibien und Lungenfische persistieren.

Den Oviduct finden wir in seiner einfachsten Gestalt bei Lungenfischen und Amphibien – bei Formen, die in ihrem Fortpflanzungsverhalten augenscheinlich ganz primitiv sind und bei denen das Weibchen in jeder Fortpflanzungsperiode eine bescheidene Zahl schalenloser Eier von mäßiger Größe ablegt. An den proximalen Trichter des Oviductes, das *Infundibulum*, schließt sich bei jugendlichen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren dieser Gruppen ein ziemlich gerades Rohr von kleinem Durchmesser an, dessen Epithel großenteils Flimmerhaare besitzt und in das Becherzellen eingelagert sind. Ferner münden in den mittleren Teil des Oviductes, der – in Analogie zu den Verhältnissen bei höheren Vertebraten – vielfach als *Tube* bezeichnet wird, Drüsen ein. Sie liefern ein gelatinöses Sekret, das die durchtretenden Eier überzieht. Bei lebendgebärenden Amphibien (bei einigen wenigen Salamandern und Kröten) fehlen diese Drüsen. Vor der Fortpflanzungszeit verdickt sich der Oviduct und legt sich in zahlreiche Schlingen. Im distalen Abschnitt des Oviductes kann bei primitiveren Knochenfischen und bei Amphibien eine Erweiterung vorhanden sein,

³⁰ Im Gegensatz dazu steht der (ursprüngliche) Zustand der *Oviparie*, bei dem das Ei abgelegt wird und die Embryonalentwicklung außerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Von der typischen *Viviparie* müssen wir die *Ovoviviparie* unterscheiden, bei der zwar die Entwicklung innerhalb der mütterlichen Genitalwege erfolgt, der Embryo aber von der Mutter direkt keine Nährstoffe erhält.

eine Art Eissack, der meist (wenn auch nicht ganz korrekt) als Uterus bezeichnet wird. Hier werden die Eier vor der Eiablage gespeichert, und bei viviparen Amphibien entwickeln sich hier die Embryonen. Oviducte dieses primitiven Types können sich einzeln in die Kloake öffnen oder vor ihrem distalen Ende vereinigen.

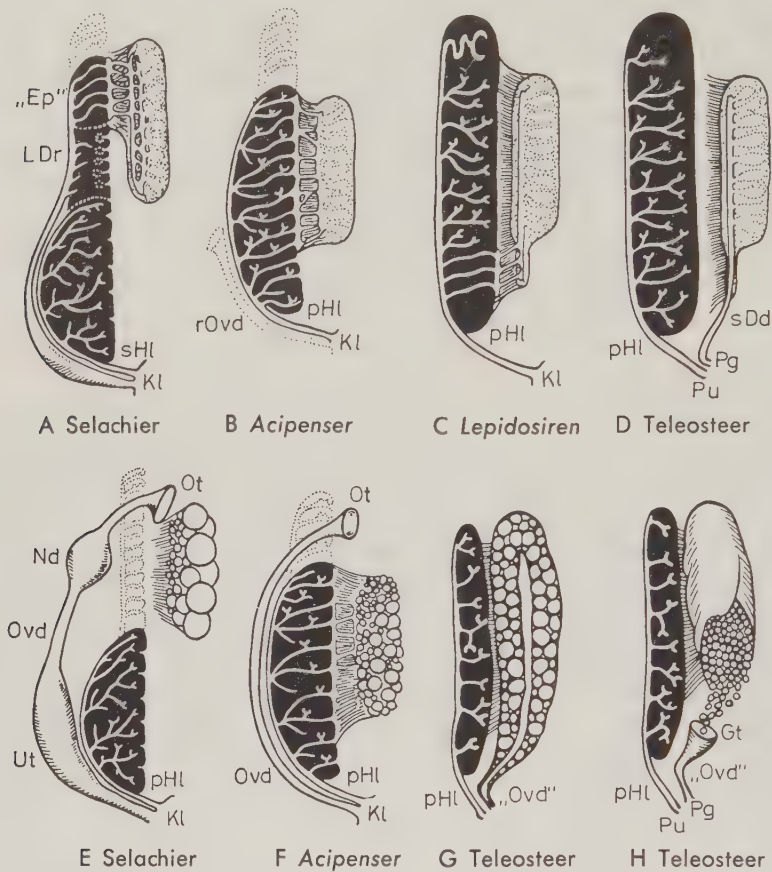


Abb. 305. Urogenitalsystem bei Fischen. Obere Reihe: Männchen; untere Reihe: Weibchen. *Acipenser* ist ein primitiver Actinopterygier, *Lepidosiren* der südamerikanische Lungenfisch. Opisthonephros: schwarz; Hoden: punktiert; Ovar: Kreise mit verschiedenem Durchmesser (Eier); „Mesenterien“: schraffiert; rudimentäre Vorniere und rudimentärer männlicher Oviduct (rOvd): gestrichelt. Abk.: „Ep“ sexueller Teil des Opisthonephros, Epididymis; Gt Genitaltrichter; Kl Kloake; LDr Leydigische Drüse, deren Sekret die Spermien stimulieren soll; ND Nidamentaldrüse (Eiweiß- und Schalendrüse); Ot Ostium tubae (trichterförmige Öffnung des Oviducts); Ovd Oviduct; „Ovd“ dem Müllerschen Gang nicht homologer Oviduct der Teleostei; Pg Papilla und Porus genitalis der Teleostei; pHl primärer Harnleiter (in B auf großer Strecke, in C für ein kurzes Stück Harnsamenleiter, in D nur Harnleiter); Pu Porus urinarius der Teleostei; rOvd rudimentärer Oviduct; sDd sekundärer Ductus deferens, Spermiduct der Teleostei; sHl sekundärer Harnleiter bei evoluierten Selachii; Ut Uterus = Ovisac der Selachii. Bei den männlichen Selachiern hat, wie bei den Amnioten, der primäre Harnleiter (Urnierengang) zunehmend die Ableitung der Spermien übernommen (Abb. 297 C, D, S. 370). Bei den anderen Fischen ist er Harnsamenleiter (B, C), bei den Teleostei reiner Harnleiter, da sich ein neuer, separater Spermiengang entwickelt hat. Die Teleostei haben besondere Methoden der Eiablage über einen dem Müllerschen Gang nicht homologen Oviduct entwickelt. (Nach PORTMANN und GOODRICH, aus HOAR, in *Physiology of Fishes*, herausgeg. von M. E. BROWN)

Unter den Actinopterygiern besitzen die Chondrostei und *Amia* einen typischen Oviduct. Bei vielen Teleosteen besteht insofern ein Ausnahmezustand, als unzählige Tausende oder sogar Millionen Eier während einer kurzen Fortpflanzungsperiode freigesetzt werden³¹. Hier bestünde die Gefahr (ja man darf wohl sagen die Gewißheit), daß bei dem üblichen System der Eiaufnahme durch einen offenen Trichter die ganze Leibeshöhle mit Eiern vollgestopft würde. Bei den meisten Teleosteen und dem verwandten Knochenhecht wird diese Schwierigkeit dadurch überwunden, daß sich, unmittelbar angrenzend an das Ovar, ein Teil des Coeloms abschließt und einen dem Müllerschen Gang nicht homologen Oviduct bildet, so daß ein Austritt der Eier in die allgemeine Leibeshöhle nicht möglich ist (Abb. 305 G). Das Ovar selbst faltet sich ein, so daß ein geschlossener Hohlraum entsteht, der vom Ovar umgrenzt wird. In diese Höhlung werden die Eier abgegeben, von der trichterförmigen Öffnung des neugebildeten Eileiters aufgenommen und nach außen abgeleitet. Beim Lachs und einigen wenigen anderen Teleosteen wird das Ovar zwar in die Coelomtasche eingeschlossen, doch besteht keine direkte Verbindung zum Ausführungsgang (Abb. 305 H).

Bei anderen Wirbeltierklassen – Knorpelfischen, Reptilien und Vögeln – die große, von einer Schale umhüllte Eier besitzen, bilden spezielle Abschnitte des Oviductes „Eiweiß“ und Schale. Bei Elasmobranchiern und Chimären hat sich – bei manchen Formen hinter dem Infundibulum, bei anderen oberhalb des „Uterus“ – eine *Schalendrüse* (*Nidamentaldrüse*) entwickelt. Sie besteht aus einer großen Zahl von Drüsen-schläuchen, die in einem oberen, makroskopisch weißlich erscheinenden Abschnitt ein albuminöses Sekret, das „Eiweiß“, liefern, während der untere, gelblich gefärbte Teil der Drüse eine harte, hornige Eihülle bildet. Die Befruchtung erfolgt bei diesen Knorpelfischen innerlich; die Spermien wandern „gegen den Strom“ im Oviduct aufwärts, um die Eier zu befruchten, bevor diese die Schalendrüse erreichen. Die Entwicklung einer inneren Befruchtung steht wahrscheinlich in zwangsläufigem Zusammenhang mit der Ausbildung beschalter Eier. Von diesem Zustand aus kann man sich leicht den weiteren Schritt zur Viviparie vorstellen, die bei einer beträchtlichen Zahl von Haien und Rochen auftritt. Das befruchtete Ei kann im „Uterus“ so lange zurückgehalten werden, bis das Junge voll entwickelt ist und lebend geboren wird. Bei einigen Elasmobranchiern geht diese Entwicklung noch eine Stufe weiter. Der Dottersack bildet eine Dottersackplacenta, so daß die Aufnahme von Nährstoffen als Beitrag zur Ernährung des Jungen aus der Wand des mütterlichen „Uterus“ möglich wird, eine Entwicklung, die der Ausbildung der Säugerplacenta funktionell vergleichbar ist.

Oviduct bei den Amnioten: Uterus · Vagina

Bei den Amnioten hat das mit einer Schale umhüllte Ei wie bei den Haien Spezialisierungen des Oviductes mit sich gebracht (Abb. 294 B, S. 368; 295 B; 306; 309, S. 386). Bei Reptilien und Vögeln bildet der eigentliche Oviduct, die sogenannte *Tuba uterina*, den größten Teil der Länge des Eileiters, ein muskulöses, ovales oder abgeplattetes Rohr, das sich während der Fortpflanzungsperiode stark erweitern kann. Im Gegensatz zu den Haien liegt bei den Amnioten die Schalendrüse nahe am distalen Ende der Tube, wo sich bei den niederen Formen der sogenannte Uterus ausgebildet hat. An entsprechender Stelle finden wir bei den Säugern den Uterus, so daß die Schalendrüse bei Vögeln und Reptilien häufig ebenfalls als *Uterus* bezeichnet wird. Vögel sind

³¹ Bei einigen wenigen viviparen Teleosteen (u. a. den Cyprinodonten) entwickeln sich die Eier in einem vom Ovar umgrenzten Hohlraum (Ovarialhöhle). Bei diesen Formen ist die Zahl der Eier sekundär reduziert.

durchweg ovipar, doch bringen verschiedene Eidechsen und Schlangen ihre Jungen lebend zur Welt und haben in einigen Fällen, parallel zu den Elasmobranchiern, wie die Säuger Placentareinrichtungen entwickelt, durch die Nährstoffe von der Mutter zum Jungen gelangen können. Die beiden Uteri der Reptilien öffnen sich getrennt in die Kloake; bei den Vögeln fehlen der rechte Oviduct und das rechte Ovar. Bei den

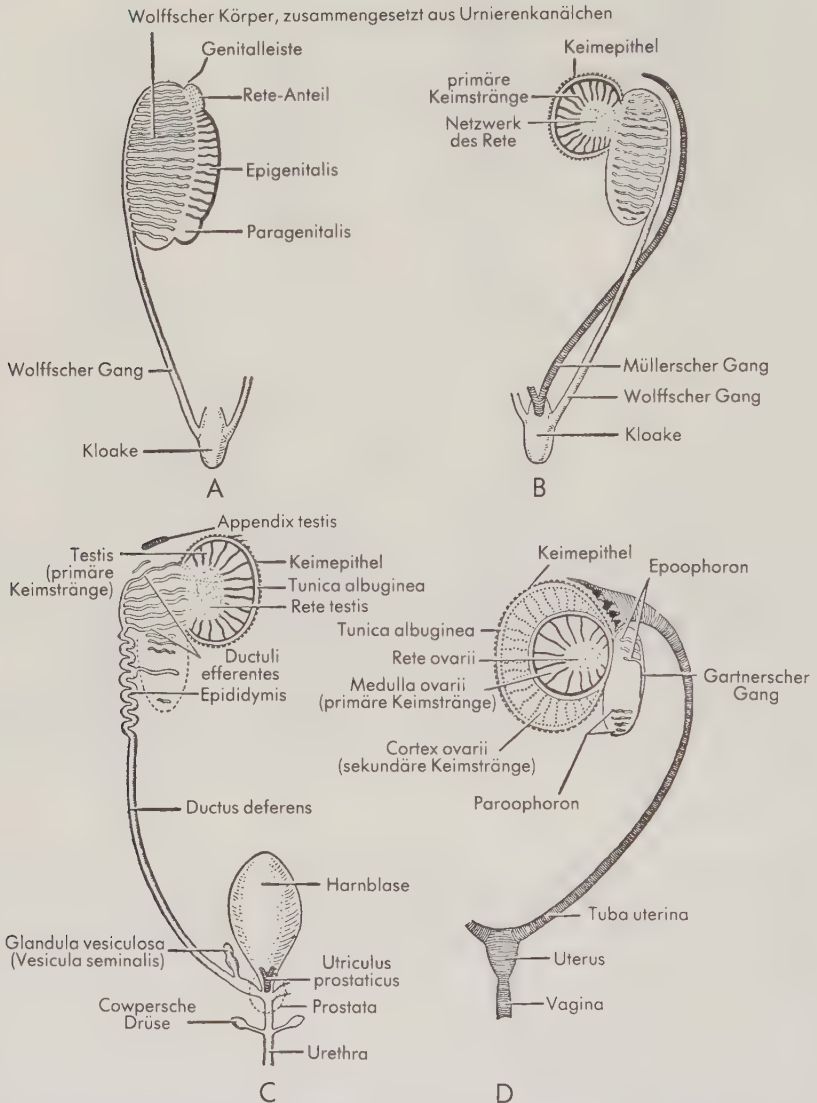


Abb. 306. Embryonalentwicklung des Genitalsystems bei Amnioten. A Frühes, indifferentes Stadium: Keimstränge, Bildung des Rete testis, Urnierenkanälchen = Wolffscher Körper (Ductuli epididymidis beim männlichen, Querkanälchen beim weiblichen Geschlecht), Urnierengang = Wolffscher Gang (Ductus deferens beim Männchen); B etwas älteres Stadium: der embryonale Oviduct (Müllerscher Gang) ist gebildet; C inneres Genitale des adulten Männchens (vgl. Abb. 310, S. 387); D inneres Genitale des adulten Weibchens (vgl. Abb. 309, S. 386). (Aus TURNER)

Monotremen, die ein beschaltes (wenn auch kleines) Ei ablegen, ähneln Eileiter und Uterus im wesentlichen den entsprechenden Organen der Reptilien.

Die ableitenden weiblichen Genitalwege sind bei typischen Säugern, bei denen die Eier klein sind und die Entwicklung vivipar erfolgt, stark abgewandelt. Die Tube ist ein schlankes Rohr. Der *Uterus* (Gebärmutter) bildet keine Eischale mehr, sondern

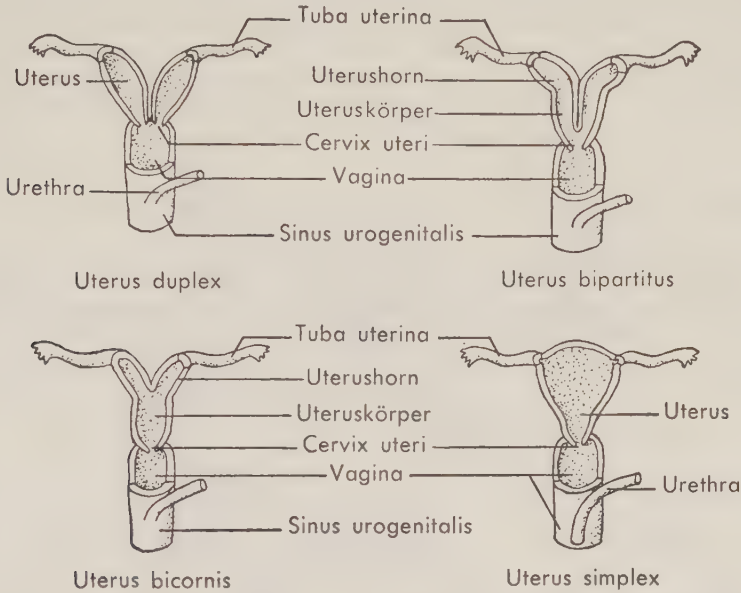
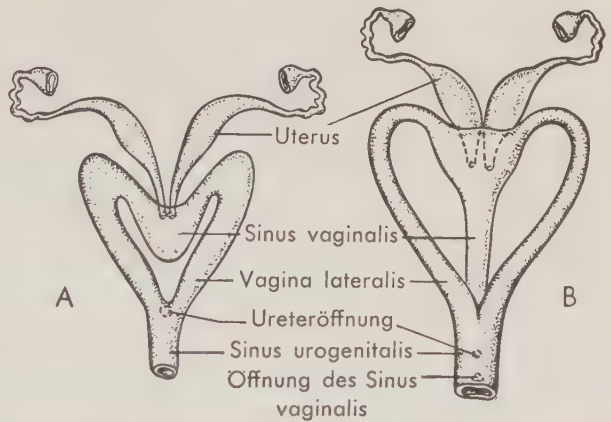


Abb. 307. Stadien der Vereinigung der caudalen Endabschnitte der Oviducte (Tubae uterinae) bei verschiedenen placentalen Säugern. Uterus und Teil der Vagina aufgeschnitten. (Aus WALKER, nach WIEDERSHEIM)

Abb. 308. Weibliche Genitalorgane der Marsupialia. A Opossum; B Känguruh. Aus einem medianen Sinus vaginalis gehen beim Opossum paarige laterale Vaginae aus, die sich distal zum Sinus urogenitalis vereinigen. Bei dem hier abgebildeten Känguruh (*Macropus*) hat sich der Sinus vaginalis zu einer medianen Vagina tertia entwickelt. (Nach VANDEBROEK)



nimmt den heranwachsenden Keim auf. Er ist ein dickwandiges Organ. Seine reich vaskularisierte Schleimhaut, Endometrium, baut zusammen mit der äußeren Eihülle, dem Trophoblasten, die Placenta auf, durch die Nährstoffe für den Embryo geliefert und Abbauprodukte ausgeschieden werden. Bei primitiven Säugern (Beuteltieren, vielen Nagern und Fledermäusen) sind die beiden Uteri noch völlig getrennt, *Uterus*

duplex (Abb. 307). Bei den meisten Mammaliern haben sich jedoch die distalen Enden der beiden Uteri vereinigt und bilden einen *Uterus bipartitus* oder *bicornis*. Bei den höheren Primaten besteht eine völlige Vereinigung zu einem *Uterus simplex*.

Bei Reptilien und Vögeln ist der distale Teil der Oviducte zwischen Uterus und Kloake kurz und wenig entwickelt. Bei den Säugern jedoch verschmelzen die terminalen Abschnitte der beiden Müllerschen Gänge und bilden die *Vagina*, in die bei der Begattung das männliche Glied eingeführt wird. Die Vagina öffnet sich in den *Sinus urogenitalis* (Abb. 314 F, S. 391), der von der Kloake abstammt. Die Marsupialier zeigen eine merkwürdige (und sicherlich aberrante) Konstruktion der Vagina. Die beiden Eileiter haben sich entweder nur unvollständig vereinigt, bleiben völlig getrennt, oder es tritt noch ein *Sinus vaginalis* hinzu (Abb. 308).

Transport der Spermien: Epididymis, Ductus deferens

Bei den Cyclostomen werden, wie erwähnt, die Spermien in das Coelom abgegeben und müssen, wie die Eizellen, ihren eigenen Weg zu den Abdominalporen am Hinterende der Leibeshöhle finden. Bei allen höheren Vertebraten wurde dieser ungenügende Transportmodus aufgegeben. Es entwickelte sich beim männlichen

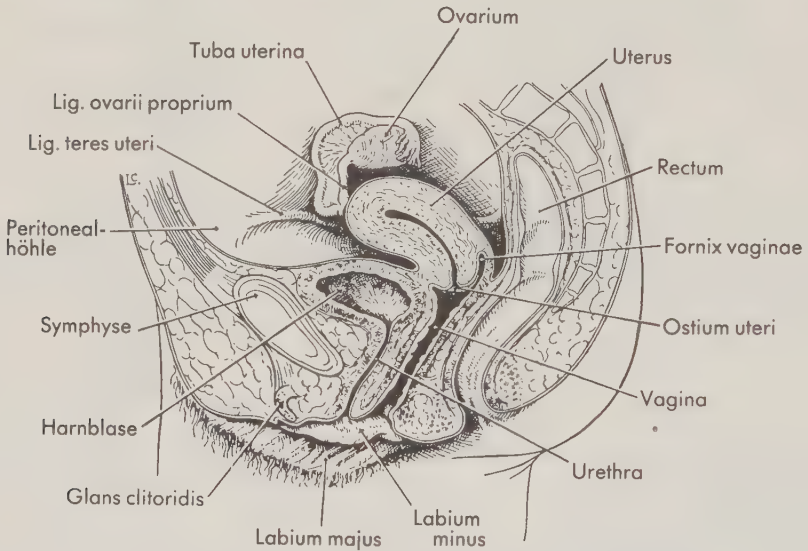


Abb. 309. Fortpflanzungsorgane der Frau. (Aus TURNER, General Endocrinology)

Geschlecht ein (im Gegensatz zu den ableitenden weiblichen Genitalwegen) völlig geschlossenes System von Ausführungsgängen. Bei den meisten Gruppen sind diese Gänge eindeutig vom Harnsystem „entlehnt“. Der Hoden entwickelt sich dicht neben der embryonalen Niere (Abb. 298, S. 373). In geringer Entfernung liegen die Nierentubuli des Mesonephros, von denen der Urnierengang nach außen ableitet. Diese kleine Distanz wurde bei den altertümlichen Gnathostomen überbrückt. So entstand ein Ableitungsweg für die Spermien, dem sie leicht folgen können, ohne den Schwierigkeiten und Gefahren ausgesetzt zu sein, die eine freie Passage durch die Bauchhöhle mit sich bringt.

Trotz vielfältiger Varianten läßt sich für die Verbindungen zwischen den Samen-

kanälchen des Hodens und dem Urnierengang bei den meisten Wirbeltieren ein ähnliches Grundmuster aufzeichnen (Abb. 311). Reife Ampullae oder Tubuli semini-feri können miteinander durch einen *Zentralkanal* im Hoden oder ein Netzwerk kleiner Kanäle, das *Rete testis*, in Verbindung treten. Von hier aus führt eine Anzahl paralleler, quer verlaufender *Tubuli collectivi* (= *Ductuli efferentes*) an den Rand des Mesonephros, wo eine zweite Längsverbindung, ein *Nierenrandkanal*, vorhanden sein kann. Die Ductuli efferentes können sich jedoch auch unmittelbar (wie z. B. bei

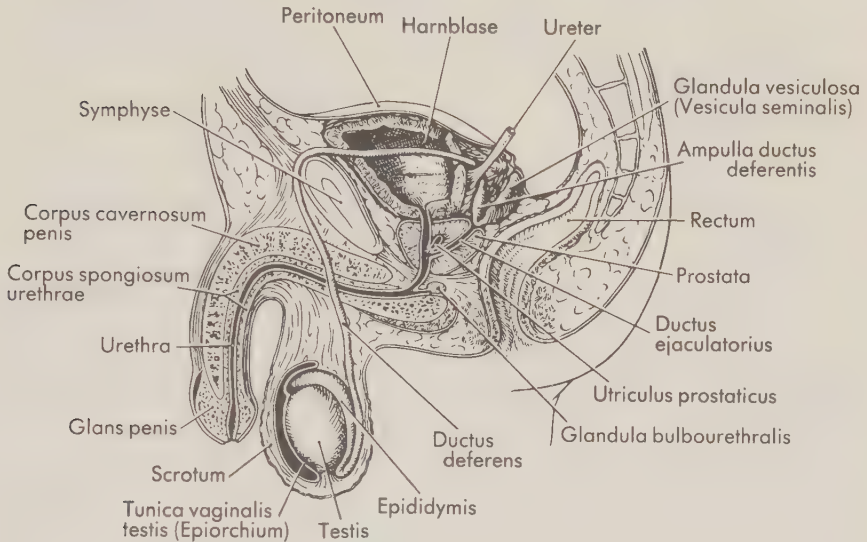


Abb. 310. Fortpflanzungsorgane des Mannes. (Aus TURNER, General Endocrinology)

den Säugern) in eine Reihe ehemaliger Nierenkanälchen fortsetzen, in die *Ductuli epididymidis*. Diese Tubuli leiten in den Urnierengang ab, der ursprünglich für den Harntransport bestimmt war. Wie wir in einem früheren Abschnitt dieses Kapitels erwähnt haben, kann dieses Rohr eine solche Doppelfunktion, die Ableitung sowohl des Harnes als auch der Spermien, nicht wirksam genug durchführen, und im Laufe der Wirbeltiergeschichte traten Harn- und Genitalsystem in Konkurrenz um die Nutzung des Urnierenganges. Wie wir gesehen haben, hat bei den Knochenfischen das Harnsystem den Sieg davongetragen, und für den Spermientransport wurde ein neuer Gang entwickelt (Abb. 305 D, S. 382). Bei den meisten Wirbeltieren jedoch hat das Genitale diesen Wettstreit gewonnen; der alte Urnierengang ist zum *Ductus epididymidis* bzw. *Ductus deferens* geworden, der allein dem Spermientransport dient.

Die Hoden verbinden sich gewöhnlich mit dem vorderen Ende des Opisthonephros (Mesonephros), während die phylogenetische Entwicklung der Niere auf eine fortschreitende Konzentration des Organs im caudalen Bereich des Opisthonephros hinzielt. Der vordere Abschnitt des alten Nierensystems kann sich somit – dies gilt vor allem für die Säuger – zu einem speziellen Organ der ableitenden Samenwege, zum *Nebenhoden*, *Epididymis*, umgestalten. Selbst bei den Chondrichthyes (Abb. 291 B, S. 366) kann das vordere Ende des Urnierenganges stark geschlängelt werden: *Ductus epididymidis*. Der caudal von der Verbindung der Samenkanälchen mit den ehemaligen Urnierenkanälchen gelegene Abschnitt des ursprünglichen Mesonephros wird hier zu einer Drüse umgestaltet: *Leydigische Drüse*. Wir nehmen an, daß ihr Sekret die

Spermien stimuliert und ihre Beweglichkeit steigert. Bei den Säugern (Abb. 306, S. 384; 310 C; 311 B) und ganz allgemein bei den Amnioten wird die Epididymis, welche die vom Rete testis kommenden Ductuli efferentes und den geschlängelten Ductus epididymidis umfaßt, zu einem kompakten Körper, der dem Hoden seitlich an- bzw. aufliegt (wie dies auch sein Name ausdrückt).

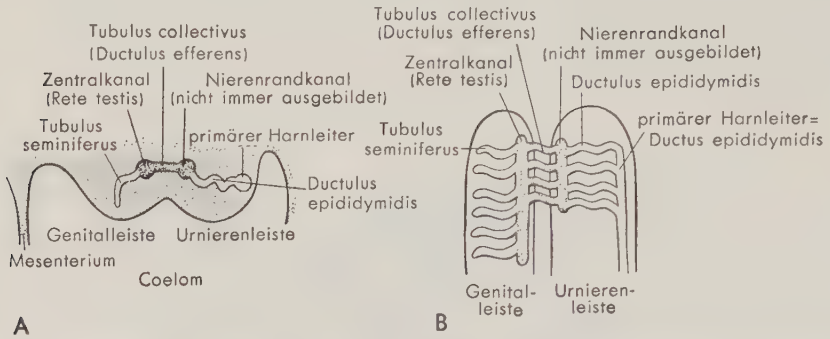


Abb. 311. A Schematischer Querschnitt durch die Urogenitaleiste eines Amnioten-Embryos. Gonade und Urniere liegen eng benachbart (vgl. Abb. 298, S. 373) und werden durch Tubuli collectivi (Ductuli efferentes) verbunden; B schematischer Frontalschnitt durch Urnieren- und Genitaleiste. Gewöhnlich wird ein Zentralkanal (Rete testis), in den die Samenkanäle münden, durch Tubuli collectivi (Ductuli efferentes) mit den Urnierenkanälchen (Ductuli epididymidis) und häufig mit einem Nierenrandkanal verbunden.

Der Nebenhodengang setzt sich in den *Ductus deferens* fort, der sich distal bei vielen Gruppen (Chondrichthyes, Amphibien, Amnioten) zu einer Ampulle erweitern kann, in der die Spermien gespeichert werden. Bei den Säugetieren (Abb. 306; 310 C) sind noch andere Drüsen, u. a. die Prostata und die Glandula vesiculosa (*Vesicula seminalis*), ausgebildet, deren Sekrete den größten Teil der Spermaflüssigkeit ausmachen.

Die Kloake und ihre Derivate

Bei einem Großteil der Wirbeltiere ist am Hinterende der Rumpfregeion eine ventrale Aussackung vorhanden, die sich nach außen öffnet und in die Verdauungsrohr sowie Genital- und Harnwege münden. Dieser Hohlraum, der mit dem passenden Namen *Cloaca* (*Kloake*) bezeichnet wird (*Cloaca* ist der lateinische Name für einen Abwasserkanal), scheint ein primitives Wirbeltiermerkmal zu sein. Wir werden in diesem Abschnitt die stammesgeschichtliche Entwicklung der Kloakenregion und die unterschiedliche Gestaltung und Anordnung der Mündungsstellen der genannten Organsysteme durch die Wirbeltiergruppen verfolgen.

Kloake der Fische und niederen Tetrapoden

Entwicklungsgeschichtlich hat die Kloake einen zweifachen Ursprung (s. Abb. 314 A, S. 391). Ihr Hauptanteil entsteht als Ausweitung des hinteren Endes des Darmrohrs und wird während eines längeren Abschnittes der Ontogenese von der Außenwelt durch die Kloakenmembran abgeschlossen. Außerhalb der Membran liegt eine kleine Einsenkung des Ektoderms, das *Proctodaeum*. Sobald die Membran einreißt und

verschwindet, wird dieses ektodermale Areal in die Kloake einbezogen, von der es jedoch im allgemeinen nur einen kleinen Teil zu bilden scheint.

Unter den Fischen ist die Kloake in typischer Weise bei den Elasmobranchiern ausgebildet (Abb. 312 B). In sie öffnen sich: das hintere Ende des Darmrohres (als der

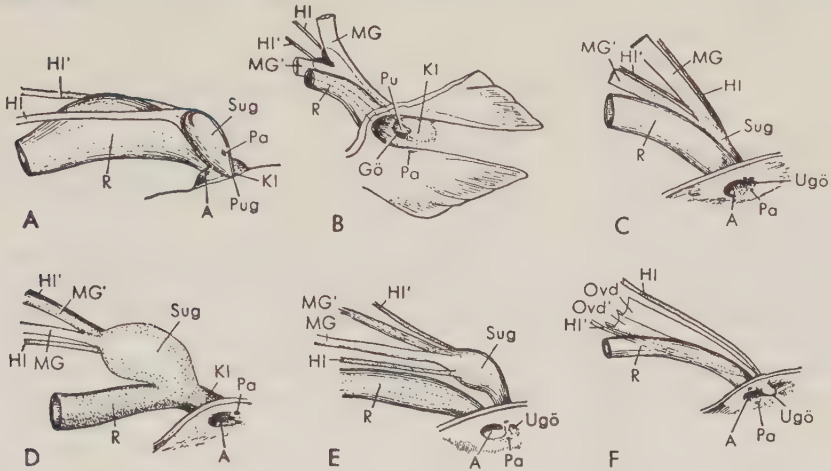


Abb. 312. Kloakal- und Analregion bei Fischen. A Neunauge, *Petromyzon*; B weiblicher Hai; C junge weibliche Chimäre; D australischer Lungenfisch, *Epiceratodus*; E weiblicher Stör; F weiblicher Lachs. Abk.: A Anus; Gö Genitalöffnung; HI Harnleiter; KI Kloake; MG, MG' linker und rechter Oviduct (Müllerscher Gang); Ovd, Ovd' linker und rechter Oviduct der Teleosteer; Pa Porus abdominalis; Pu Papilla urinalis; R Rectum; Sug Sinus urogenitalis; Ugö Urogenitalöffnung. (Nach DEAN)

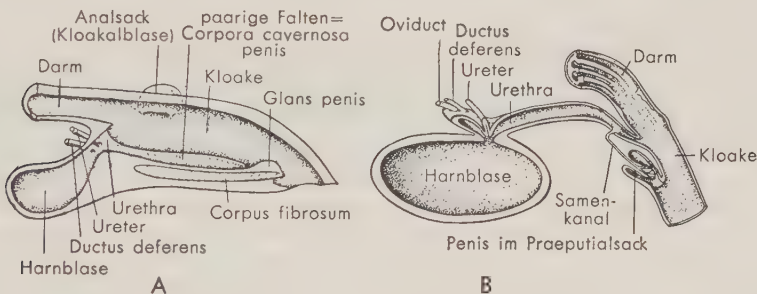


Abb. 313. Schnitt durch die Kloakalregion A einer männlichen Schildkröte, B eines monotremen Säugers (*Echidna*). Bei der Schildkröte (A) liegt das Kopulationsorgan (Penis) am Boden der Kloake; paarige Falten, die Corpora cavernosa penis, können sich bei der Kopulation aneinanderlegen und die mediane Spermarinne zu einem Rohr schließen, durch welches das Sperma abfließt. Bei den Monotremata liegt der Penis als abgegrenztes Organ im Präputialsack an der ventralen Kloakenwand. Er enthält den Samenkanal, der aus der Spermarinne der Chelonien und Krokodile hervorgegangen ist und sich an seinem Ende in mehrere Zweige aufspaltet. Der Harn wird über die Kloake ausgeschieden. Bei den meisten Reptilien mündet der Ureter in ziemlicher Entfernung von der Harnblase dorsal in die Kloake. Die Verhältnisse bei den Chelonien lehnen sich enger an den von den Säugern bekannten Zustand an, die Öffnung ist auf die Ventralseite verlagert. Die in beiden Abbildungen als „Urethra“ bezeichnete Röhre entspricht der weiblichen Urethra der höheren Säuger, ist hier jedoch im wesentlichen eine ventrale Abteilung der Kloake. Eine Besonderheit der Schildkröten stellt die Ausbildung einer kleinen Kloakalblase in der seitlichen Wand der Kloake dar (Wasserreservoir?). (A zum Teil nach MOENS; B nach KEIBEL)

größte zuführende Kanal), die Harnleiter und die Samenleiter des Männchens bzw. die paarigen Oviducte des Weibchens. Bei den Lungenfischen ist die Kloake gleichfalls gut entwickelt (Abb. 312 D) und ebenso bei dem Männchen von *Latimeria*, dem einzigen überlebenden Crossopterygier. Bei allen anderen Fischen bleibt sie jedoch klein oder fehlt. Bei den Schleimfischen münden Darmrohr, Harnleiter und Genitalporen in den reduzierten Kloakenraum (Abb. 312 A). Bei den Neunaugen öffnen sich die Genitalporen und die Harnleiter in einen gemeinsamen Gang, den Sinus urogenitalis, der caudal vom Anus an der Papilla urogenitalis ausmündet. Bei den niederen Strahlflossern und einigen Teleosteen entleeren sich Harnleiter und Genitalwege in einen gemeinsamen Sinus urogenitalis, der einem (ventralen) Abschnitt der Kloake entspricht, doch ist der Anus abgesondert (Abb. 312 E, F). Bei den meisten Teleosteen haben alle drei Systeme getrennte Öffnungen, und das gleiche gilt für die Chimären (Abb. 312 C).

Eine primitive Kloake war dagegen augenscheinlich bei den ancestralen Tetrapoden vorhanden; denn sie wird bei allen Amphibien, Reptilien und Vögeln ausgebildet und nimmt die Produkte des Darmkanals, der Harnleiter und der Genitalwege auf (Abb. 293–295, S. 367 ff.; 313 A). Ventral von der Kloake entwickelt sich, wie erwähnt, bei den Amphibien und vielen Reptilien eine große und dehnbare Harnblase. Sie hat jedoch im allgemeinen keine unmittelbare Verbindung mit den Ureteren.

Schicksal der Kloake bei den Säugern

Unter den Säugetieren besitzen die niederen Monotremen (wie der Name sagt) noch eine Kloake. Bei den Marsupialern und den placentalen Säugern wird die embryonale Kloake jedoch umgestaltet und die Mündung des Urogenitalsystems von der Analöffnung abgetrennt. Die Kloake der Monotremen (Abb. 313 B) zeigt den Anfang dieser Unterteilung. Sie bildet zwar noch weitgehend eine Einheit, doch ist der proximale Abschnitt untergliedert in (1) eine Rectalregion oder ein *Coprodaeum*, das vom Darm nach außen führt, und (2) ein mehr ventrales *Urodaeum*, das sowohl die Harn- als auch die Genitalprodukte übernimmt. Bei den Marsupialern repräsentiert eine seichte Tasche eine letzte Spur der Kloake. Bei den placentalen Säugern ist dieses altertümliche Organ verschwunden. Das *Coprodaeum* wird einfach zum Endabschnitt des Darmes, *Rectum*, der sich am Anus öffnet. Das *Urodaeum* dagegen hat eine komplizierte Entwicklung erfahren und unterscheidet sich in beiden Geschlechtern deutlich.

Die Verhältnisse lassen sich am besten verstehen, wenn wir die Ontogenese betrachten, die ziemlich gut die Stammesgeschichte rekapituliert (Abb. 314). Bei den placentalen Säugern entsteht die Kloake in einem frühen Stadium als distale Ausweitung des Darmes und wird für einige Zeit durch die Kloakenmembran vom Proctodaeum (Afterbucht) getrennt. Die Urnierengänge und die Oviducte entleeren sich in einen ventralen Teil der Kloake, der sich nach cranial in die Allantois fortsetzt. Schließlich wird auch die Mündung der Ureteren, die jederseits vom Urnierengang aussproßten, in den ventrocranialen Kloakenabschnitt einbezogen.

Während sich der Embryo noch in dem sexuell indifferenten Stadium befindet, entwickelt sich ein frontales Septum, das Septum urorectale, das sich mit der Kloakenmembran verbindet und einen ventralen Kloakenrest von einem dorsalen Abschnitt abgliedert, der dem Rectum zugeschlagen wird. An dem ventralen Kloakenrest können wir einen ventrocaudalen Sinus urogenitalis von einem dorsocranialen Abschnitt, der sich entwickelnden Harnblase, unterscheiden. Letztere beginnt sich auszudehnen, wobei die Ureteren mit ihr in Verbindung bleiben. Zwischen Blase und Urogenitalsinus liegt ein relativ enges, wenn auch kurzes Verbindungsrohr, das einen Teil oder die gesamte Urethra bildet. Die Samenleiter bzw. die Oviducte münden an der Stelle in die Urethra ein, wo sie sich in den Sinus urogenitalis öffnet (Abb. 314 B).

In der Folgezeit geht die Entwicklung in den beiden Geschlechtern verschiedene Wege. Beim Weibchen (Abb. 314 E, F) wird der Urogenitalsinus zum *Vestibulum vaginae*; es kann eine gewisse Tiefe aufweisen (wie bei den Carnivoren) oder nur eine relativ seichte Einbuchtung darstellen (wie bei den Primaten). In das Vestibulum öffnen sich die vereinigten distalen Endabschnitte der Oviducte, die *Vagina* (der

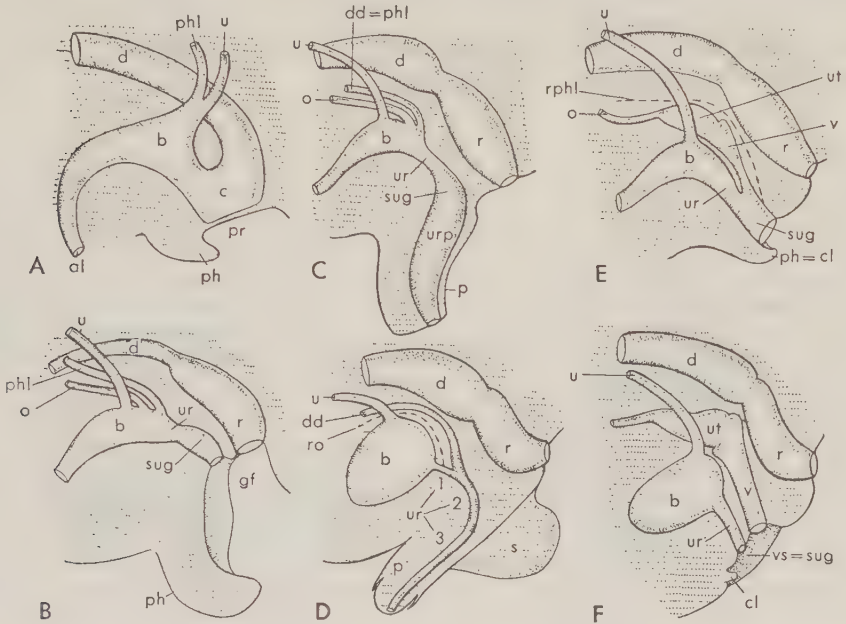


Abb. 314. Entwicklung der Kloakenregion der Säuger (Ansicht von lateral). A Sexuell indifferentes Stadium. Darm und Allantois öffnen sich in die ungeteilte Kloake; Urnierengang und Ureter münden gemeinsam in den basalen Abschnitt der Allantois (Harnblasenanlage); B späteres Indifferenzstadium; die Müllerschen Gänge sind ausgebildet, Ureter und Urnierengang münden getrennt; die Kloake ist in Rectum und Sinus urogenitalis unterteilt; die Entwicklung des Geschlechtshöckers (Phallus bzw. Clitoris) hat begonnen; C Frühstadium der spezifisch männlichen Entwicklung; D Endstadium der spezifisch männlichen Entwicklung. Im Gegensatz zur Entwicklung beim weiblichen Geschlecht werden die Müllerschen Gänge (Oviducte) rückgebildet (gestrichelte Linie in D); der Urnierengang (primärer Harnleiter) wird zum Ductus deferens und die lange männliche Urethra besteht aus (1) der primären Harnröhre (basaler Abschnitt der Allantois), (2) der Pars pelvina des Sinus urogenitalis und (3) der Pars phallica des Sinus urogenitalis; E Frühstadium und F Endstadium der spezifisch weiblichen Entwicklung. Der Urnierengang wird bis auf spärliche Reste rückgebildet (gestrichelte Linie in E); aus dem basalen Abschnitt der Allantois gehen die Harnblase und die kurze primäre Harnröhre hervor, der distale Abschnitt der Müllerschen Gänge differenziert sich in Uterus und Vagina, der Geschlechtshöcker entwickelt sich zur Clitoris. Abk.: al Allantois; b Harnblase; c Kloake; cl Clitoris; d Darm; dd Ductus deferens; gf Genitalfalte (Genitalleiste); o Oviduct; p Penis; ph Phallus; phl primärer Harnleiter (Urnierengang); pr Proctodaeum; r Rectum; ro rudimentärer Oviduct; rphl rudimentärer primärer Harnleiter; s Scrotum; sug Sinus urogenitalis; u Ureter; ur Urethra; urp Urethra penilis; ut Uterus; v Vagina; vs Vestibulum vaginae.

Urnierengang degeneriert zu dem rudimentären Gartnerschen Gang), und eine relativ kurze *Urethra*, die den Harn aus der Harnblase zuleitet.

Beim männlichen Geschlecht erfährt der Sinus urogenitalis eine andersartige Entwicklung. Er wird zu einem langen Rohr (*Pars cavernosa [spongiosa] urethrae*), das sich in den Penis fortsetzt. Von der Harnblase führt ein kurzes Verbindungsstück in

dieses Rohr, das nahe seinem proximalen Ende jederseits den Ductus deferens aufnimmt (während die Oviducte bis auf rudimentäre Reste zurückgebildet werden). Beim Weibchen stellt das von der Harnröhre ausgehende kurze Verbindungsstück die ganze Urethra dar, während beim Männchen der gesamte Ausführungsgang – von der Harnblase bis zur Spitze des Penis – als Urethra bezeichnet wird. Männliche und weibliche Urethra sind somit nicht vergleichbar; denn die männliche Urethra entspricht beim weiblichen Geschlecht der Urethra und dem Vestibulum zusammen. Das kurze, erste Teilstück ist nur Harnröhre, der aus dem Sinus urogenitalis hervorgegangene Abschnitt dagegen Harn-Samenröhre.

Äußere Genitalien

Bei primitiven, wasserlebenden Vertebraten mit schalenlosen Eiern ist die äußere Befruchtung die Regel. Bei Formen mit beschalteten Eiern oder mit Viviparie – dazu gehören zumindest ein Vertreter der Placodermen, die Chondrichthyes, einige wenige Teleostee und alle Amnioten – ist eine innere Befruchtung notwendig geworden. Es mußten besondere männliche Organe entwickelt werden, um den Eintritt der Spermien in den weiblichen Genitalschlauch zu erleichtern. Bei Haien, Rochen und Chimären wird ein umgebildeter Teil der Bauchflossen zum Kopulationsorgan (*Pterygopodium*, *Mixopterygium*) (Abb. 144 C, S. 206) ausgebildet. Es wird vom Männchen in die Kloake des Weibchens eingeführt, und das aus der Papilla urogenitalis des Männchens austretende Sperma gelangt in einem auf der Dorsalseite des Organs gelegenen, aus sich überdeckenden Hautfalten gebildeten Kanal direkt in die Eileiter. Bei einer Anzahl viviparer Teleostee wird ein einigermaßen vergleichbares Begattungsorgan, ein *Gonopodium*, von der Analflosse gebildet (Abb. 315 A).

Bei den ancestralen Amnioten scheint der unmittelbare Kontakt der männlichen und der weiblichen Kloake für die Übertragung der Spermien ausgereicht zu haben; denn sowohl *Sphenodon* als auch den meisten Vögeln fehlt ein Kopulationsorgan. Bei vielen Reptilien besitzt jedoch das Männchen ein akzessorisches Organ, eine Art Penis, der beim Spermientransport mitwirkt. Der *Hemipenis* der Schlangen und der Eidechsen ist paarig. Wir finden bei diesen Formen zwei blind endigende Kloakentaschen, deren epitheliale Innenfläche eine Spermarinne formt und oft dornartige Stacheln (Hautverknöcherungen) trägt. Bei der Kopulation werden diese Taschen nach außen umgestülpt und eine der beiden in die weibliche Kloake eingeführt.

Die bei Schildkröten und Krokodilen vorhandenen Begattungsorgane (Abb. 313 A) können als morphologische Vorläufer des Penis der Säugetiere angesehen werden. In der ventralen Wand der Kloake liegen, durch eine Rinne getrennt, paarige Längsleisten, die *Corpora cavernosa penis*, die (wie der Name besagt) aus kavernösem Gewebe bestehen. Am äußeren Ende dieser Rinne liegt die *Glans penis*, eine Verdickung des Penis, die ebenfalls aus spongiosum Gewebe gebildet wird. Bei der geschlechtlichen Erregung werden diese Organe mit Blut gefüllt und vergrößern sich beträchtlich. Der Penis wird erigiert und die Glans bei der Kopulation in die weibliche Kloake eingeführt. Die Rinne zwischen den Schwellkörpern schließt sich zum Rohr, das die Spermien leitet. Beim Weibchen tritt als dem Penis vergleichbares, wenn auch kleineres Organ die *Clitoris* auf.

Bei den Monotremen ist der Penis mit dem der *Chelonia* einigermaßen vergleichbar. Die Clitoris der weiblichen Säuger ist im allgemeinen verhältnismäßig wenig entwickelt (Abb. 309, S. 386). Bei den höheren Säugern wird der Penis zu einem deutlich abgesetzten äußeren Organ. Glans penis und Corpora cavernosa bleiben erhalten. Die Rinne zwischen den beiden Schwellkörpern wird geschlossen und bildet den distalen Abschnitt der Urethra. Sie ist von einem zusätzlichen Schwellkörper, dem *Corpus spongiosum urethrae [penis]*, umgeben (Abb. 316).

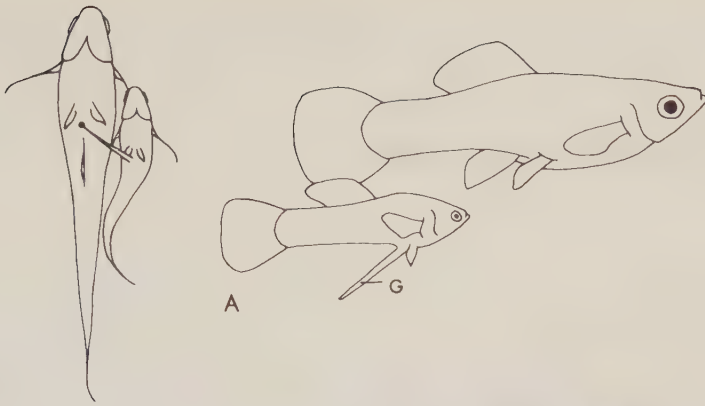


Abb. 315. Begattungsorgane niederer Vertebraten. A Teileosteer aus der Familie Poeciliidae (lebendgebärende Zahnkarpfen). Das Männchen besitzt ein Gonopodium, das von Strahlen der Analflosse gebildet wird und in den Porus genitalis des Weibchens eingeführt werden kann; B Klapperschlange.

Der schlauchförmige rechte Hemipenis ist mit seiner Kloakentasche ausgestülpt, der linke in Ruhestellung in der Kloakentasche. Abk.: C Kloake; G Gonopodium; H Hemipenis; R M. retractor des Hemipenis. (Nach ROSEN und GORDON sowie HOFFMANN)

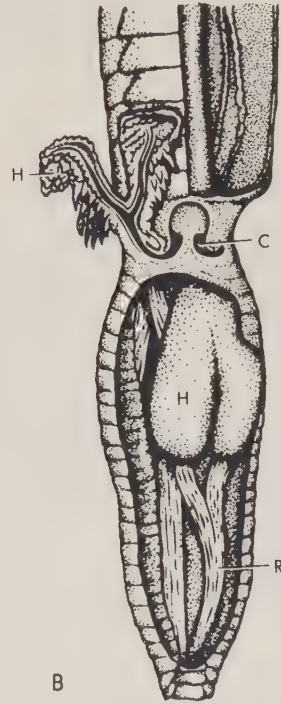
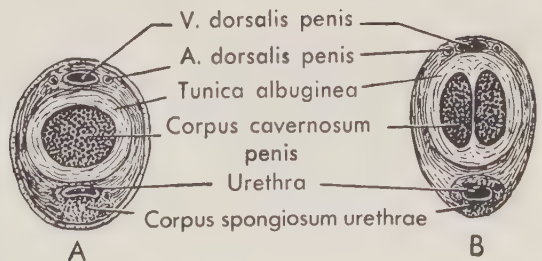


Abb. 316. Schnitt durch den Penis eines Rhesusaffen (*Macaca mulatta*). A proximal; B distal. (Aus WISLOCKI)



14 Kreislaufsystem

Bei vielen kleinen Evertrebraten besteht keinerlei Notwendigkeit für die Ausbildung eines Kreislaufsystems. Die Entfernungen sind kurz, und der Materialtransport im Körper wird durch Diffusionsvorgänge und einen durch die Körperbewegungen ausgelösten Flüssigkeitsstrom bewirkt. Wird jedoch der Körper größer und komplizierter gestaltet, so muß ein Kreislaufsystem geschaffen werden. Ein Vergleich mit den menschlichen Siedlungen bietet eine schöne Analogie. In einem Dorf sind besondere Verkehrseinrichtungen unnötig. Läden, Schule und Kirche liegen in der Nähe der Wohnungen der Menschen, denen sie dienen. Wird die Gemeinde jedoch größer, ist dies nicht mehr länger der Fall. Ein organisiertes öffentliches Verkehrssystem wird notwendig.

Die einfachste Form des Kreislaufes, die wir bei Evertrebraten beobachten, ist ein *offenes System*, in dem das Herz eine Pumpe bildet, die das Blut durch eine Reihe von Gefäßen – *Arterien* – zu den verschiedensten Teilen des Körpers befördert. An den Enden der Gefäße wird das Blut jedoch in die Gewebespalten entlassen und muß „von sich aus“ zum Herzen zurücksickern. Bei Anneliden und Chordaten finden wir ein *geschlossenes Gefäßsystem*. Es sind Gefäße vorhanden, die zum Herzen zurückführen, *Venen*, und zwischen Arterien und Venen passiert das Blut ein Netzwerk von Haargefäßen, die *Kapillaren*. Das Blut kommt also niemals mit dem Gewebe in direkte Berührung. Amphioxus nimmt insofern eine Mittelstellung ein, als zwar Arterien und Venen vorhanden sind, jedoch die Kapillaren fehlen, so daß das Blut in dem zwischen Arterien und Venen gelegenen Teilstück des Kreislaufs noch unmittelbar mit den Zellen des Körpers in Kontakt kommt.

Bei höheren Vertebraten ist ein zusätzliches Gefäßsystem, das *Lymphgefäßsystem*, ausgebildet, das die Lymphe aus den Geweben in das Blut – und damit in den Blutkreislauf – führt.

Aufgaben des Blutes und des Kreislaufsystems

Die Hauptfunktion des Blutes besteht in dem Transport von Stoffen zu und von den Zellen (über die Interzellularflüssigkeit). Sauerstoff muß beständig von den Kiemen, der Haut oder den Lungen herangebracht und ein kleiner, aber stetiger Zustrom von Nährstoffen – hauptsächlich von Glukose, Fetten und Aminosäuren – muß vom Darm, von den Speicherstätten und den Verarbeitungszentren, vor allem der Leber, zugeführt werden. Umgekehrt müssen Abfallstoffe entfernt werden: CO_2 über die Kiemen oder die Lungen; stickstoffhaltige Abfälle und Stoffwechselüberschüsse, in Wasser gelöst, über die Nieren.

Die Erhaltung eines stabilen und ziemlich genau festgelegten inneren Milieus ist für das Wohlergehen der Zellen und der Gewebe notwendig. Die stetige Zirkulation von Flüssigkeit durch den Körper – in Form eines Blutstromes – sorgt für eine annähernd gleichartige Zusammensetzung der Gewebsflüssigkeit in jeder Körperregion und hilft

bei der Aufrechterhaltung einer relativ einheitlichen Körpertemperatur mit. Zu den weiteren Aufgaben des Blutes und der Kreislauforgane gehört die Mitwirkung bei der Abwehr von Krankheitserregern und der Wiederherstellung von Schäden, und schließlich kommt dem Kreislaufsystem als Transportmittel der Hormone eine wichtige Rolle bei der chemischen Regulation der Körperfunktionen zu.

Blut

Das Blut, das die Gefäße des Kreislaufsystems füllt, kann als flüssiges Gewebe angesehen werden. Die Blutzellen stammen – wie die Binde- und Stützgewebe – aus dem Mesenchym. Alle drei genannten Gewebsformen bestehen aus Zellelementen, die in einer Grundsubstanz („Matrix“) liegen. Knochen- und Knorpelgewebe besitzen eine feste Grundsubstanz, im Bindegewebe ist sie von gallertiger Beschaffenheit. Im Blut stellt eine Flüssigkeit die Grundsubstanz dar, in der die zelligen Bestandteile frei schwimmen. Die Blutmenge macht bei den Amnioten etwa 5 bis 10 % des Körpergewichts aus. Bei den Fischen ist der Gewichtsanteil des Blutes im allgemeinen geringer und beträgt bei den Teleostern etwa 1,5 bis 3 %.

Blutplasma

Diese flüssige „Matrix“ des Blutes, das Plasma³², ist eine wässrige Flüssigkeit von komplizierter Zusammensetzung. Das Blut ist im wesentlichen ein Teil der Interzellularflüssigkeit, der in die Wände der Blutgefäße eingeschlossen ist und die gleichen Salze enthält. Zusätzlich finden wir im Blutplasma noch besondere, bluteigene Stoffe in Form der speziellen Bluteiweiße – Albumin, Globuline und Fibrinogen. Die Moleküle dieser Eiweißkörper sind so groß, daß sie normalerweise die Kapillarwand nur zum Teil und in regional-spezifisch variablem Ausmaß passieren können. Da die Salzkonzentration des Blutes dem Salzgehalt der Gewebsflüssigkeiten vergleichbar ist, bedingt die Anwesenheit dieser Bluteiweiße (speziell der Albumine) einen höheren osmotischen Druck des Blutes gegenüber dem der Interzellularflüssigkeiten – ein wichtiger Faktor für die Funktion der Kapillaren. Ferner kommt den verschiedenen Globulinen für eine Vielzahl von Prozessen eine wichtige Bedeutung zu, u. a. für die Bildung von Antikörpern und Antitoxinen gegen körperfremde Eiweiße und Bakteriengifte. Die Bluteiweiße werden größtenteils in der Leber gebildet, ein Teil der Globuline jedoch stammt aus den lymphatischen Organen. Das Fibrinogen bewirkt schließlich die Blutgerinnung, indem es sich in Fibrin umwandelt, wenn z. B. ein Gefäß eröffnet und dabei Thrombokinase freigesetzt wird.

Ebenso wie diese stabilen und beständigen Plasmabestandteile enthält das Blut Stoffe, die es nur als „Transitgut“ mit sich führt – Nährstoffe, vor allem Glukose, auf dem Weg zu den Zellen, stickstoffhaltige Abbauprodukte (hauptsächlich als Harnstoff und Harnsäure), Kohlendioxyd und kleine Mengen von Fermenten und Hormonen.

Blutzellen

Zellige Blutbestandteile fehlen bei Amphioxus, sind aber bei allen echten Wirbeltieren in gleicher Weise vorhanden (Abb. 317). Sie umfassen normalerweise: (1) rote Blutkörperchen oder Erythrozyten, (2) weiße Blutkörperchen oder Leukozyten, (3) Thrombozyten.

³² Als Blut„serum“ bezeichnen wir die Blutflüssigkeit, die nach der Entfernung des (in Form des Fibrinogens im Blut enthaltenen) Fibrins aus dem Plasma übrigbleibt.

Der Sauerstofftransport ist eine der wesentlichsten Aufgaben des Kreislaufsystems. Metallverbindungen, besonders Eisen- oder Kupferverbindungen, sind in dieser Hinsicht wichtige Hilfsmittel und werden bei Tieren der verschiedenen Stämme gefunden, entweder frei im Blutstrom oder in den Blutkörperchen. Bei *Amphioxus* fehlen derartige Metallverbindungen. Bei allen Wirbeltieren ist jedoch als Sauerstoffträger der eisenhaltige Eiweißkörper *Hämoglobin* vorhanden. Es ist in den roten Blutkörperchen konzentriert, den *Erythrozyten*. Bei den meisten Wirbeltieren sind dies abgeplattete ovale Scheibchen, die mit Hämoglobin vollgepackt sind. (Der rote Blutfarbstoff macht beim Menschen etwa 34 % der Erythrozytensubstanz, das sind etwa 95 % der Trockensubstanz, aus). Der einzelne Erythrozyt ist von gelblich-grüner Farbe. Die rote Farbe des Blutes entsteht durch Überlagerung in einer dickeren Schicht. Bei den meisten Wirbeltieren stellen die Erythrozyten richtige kernhaltige Zellen dar. Bei den Säugern jedoch stößt der reife Erythrozyt seinen Kern aus. Ferner sind bei nahezu allen Mammaliern (Kamele und Lamas bilden die Ausnahme) die Blutkörperchen rund statt oval. Hinsichtlich der Größe der Erythrozyten bestehen beträchtliche Unterschiede. Bei Säugern und Vögeln kann ihr Durchmesser nur wenige Mikron betragen. Bei einigen Amphibien erreicht das Erythrozytenvolumen das Hundertfache der typischen Säugerblutkörperchen.

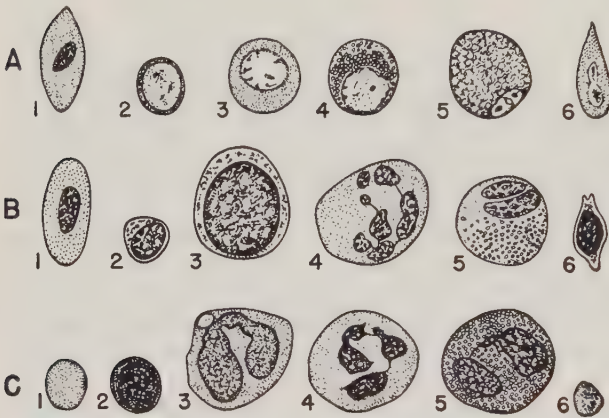


Abb. 317. Blutzellen A eines Teleosteers (*Labrax*), B eines Frosches (*Rana*), C eines Säugers (*Homo*). A₁, B₁, C₁ Erythrozyt; A₂, B₂, C₂ Lymphozyt; A₃, B₄, C₄ neutrophiler Granulozyt; A₄ fein granulierter eosinophiler Granulozyt; A₅ grob granulierter eosinophiler Granulozyt; A₆, B₆ Thrombozyt; B₃, C₃ Monozyt; B₅, C₅ eosinophiler Granulozyt; C₆ Blutplättchen (Thrombozyt). Vergr. A etwa 1800fach, B, C etwa 1200fach. (A nach DUTHRIE; B nach JORDAN; C nach MAXIMOW und BLOOM)

Die Zahl der weißen Blutkörperchen, der *Leukozyten*, ist viel geringer als die der roten Blutkörperchen. Sie macht bei typischen Amnioten höchstens 1 % der Blutzellen aus, kann aber bei einigen Fischen auf über 10 % ansteigen. Zwei Hauptgruppen der weißen Zellen können unterschieden werden – lymphatische Elemente mit einfachem Kern und klarem Zytoplasma sowie Granulozyten, bei denen das Kernmaterial unregelmäßig angeordnet und oft untergliedert ist, während das Zytoplasma eine granuläre Struktur aufweist. Unter den lymphatischen Zellelementen des Blutes stehen die *Lymphozyten* weit im Vordergrund, kleine Zellen mit großem Kern und schmalen Zytoplasmasaum. Sie leiten ihren Namen von der Tatsache ab, daß sie in der Lymphe in überreicher Zahl vorkommen. Lymphozyten (in zwei unterschiedlichen Arten) spielen eine wichtige Rolle bei immunbiologischen Reaktionen des Organismus. Größere Zellen mit ebenfalls klarem (bis fein granuliertem), aber reichlicherem Cytoplasma bezeichnet man als *Monozyten*.

Die *Granulozyten* oder *polymorphkernigen Leukozyten* sind große Zellen mit einem unregelmäßig gestalteten oder gelappten Kern und einem reichlichen und stark granulierten Zytoplasma. Leukozyten, deren Granula sich leicht mit sauren Farbstoffen anfärben lassen, werden als azido- oder eosinophile Granulozyten bezeichnet.

Andere polymorphkernige Leukozyten, deren Granula sich mit basischen Farbstoffen anfärben oder gleichermaßen saure und basische Farbstoffe annehmen, sind die basophilen bzw. die neutrophilen Granulozyten. Die Neutrophilen sind variabel gestaltet und bei allen Wirbeltieren am häufigsten; azidophile Granulozyten sind unter den Vertebratengruppen ebenfalls weit verbreitet, beim einzelnen Individuum aber selten. Die Zahl der Basophilen ist noch geringer. Sie werden bei Fischen selten gefunden. Neutrophile Granulozyten können sich rasch in geschädigten oder infizierten Geweben ansammeln. Sie enthalten Abwehrstoffe und verschiedene Enzyme. Einige Granulozyten können zu Phagozyten, „Freßzellen“, werden, sich unter Umständen durch Verfettung in Eiterkörperchen umwandeln und zugrunde gehen. Eosinophile Granulozyten sind in immunologische Prozesse des Organismus eingeschaltet und spielen eine Rolle bei allergischen Reaktionen.

Thrombozyten sind Blutelemente, die mit dem Prozeß der Blutgerinnung in Verbindung stehen. Bei den meisten Wirbeltierklassen nehmen sie die Form kleiner, ovaler zugespitzter *Spindelzellen* an. Bei den Säugern sind statt dessen kleine, ovale *Blutplättchen* vorhanden, denen ein Kern fehlt. Sie entstehen aus dem Plasma der Knochenmarksriesenzellen, den *Megakaryozyten* (Abb. 318). Beim Zerfall der Thrombozyten wird Thrombokinas freigesetzt, die in die chemischen Reaktionen eingreift, die bei der Blutgerinnung ablaufen.

Blutbildende Gewebe

In den Geweben des Körpers findet die Zelldifferenzierung vor allem während der Embryonalentwicklung statt und erfolgt außerdem an jenen Orten, an denen später die reifen Zellen gefunden werden. Beim Blut ist dies anders. Die Lebensdauer der einzelnen Blutzellen ist kurz. Sie beträgt bei den Erythrozyten der Säugetiere etwa vier Monate, bei den neutrophilen Granulozyten nur wenige Tage und bei den Lymphozyten einige Wochen. Blutzellen müssen daher beständig erneuert werden. Ferner sind Blutzellen nicht an bestimmte Stellen des Körpers gebunden. Einmal gereift, sind sie freie Elemente, die zu irgendeinem und jedem Teil des Körpers zirkulieren können und nicht erkennen lassen, wo oder wie sie gebildet wurden. Infolgedessen ist das Studium der

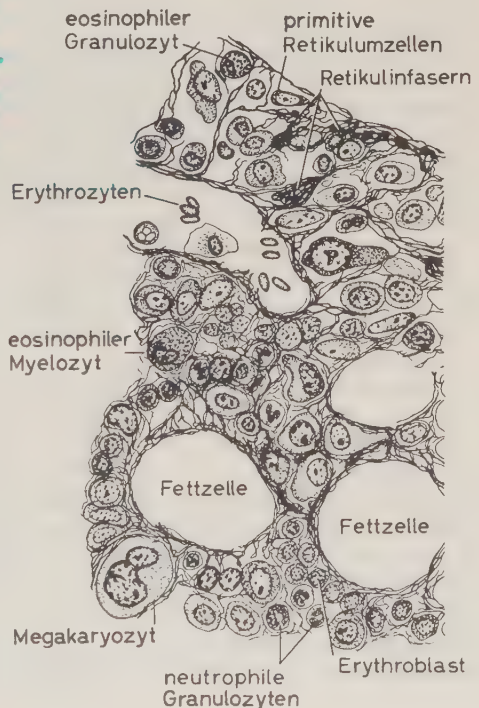


Abb. 318. Blutbildendes Gewebe (rotes Knochenmark eines Säugerfemur). Maschenwerk des retikulären Bindegewebes, Retikulumzellen; Differenzierungsstufen der neutrophilen und der eosinophilen Granulozyten, Erythroblasten und Erythrozyten. Aus dem Kern der Megakaryozyten (Knochenmarksriesenzellen) gehen nach der derzeitigen Anschauung die Blutplättchen hervor. (Nach MAXIMOW und BLOOM)

Entwicklung und der Verwandtschaft der Blutzellen schwierig, und es bestehen noch zahlreiche ungeklärte Probleme.

Blutzellen und Gefäßsystem gehen in ihrer Gesamtheit (ausschließlich oder fast ausschließlich) aus dem Mesoderm hervor. Ihr Muttergewebe ist das Mesenchym. Die enge Verwandtschaft der Blutzellen und der Zellen des Bindegewebes erklärt, weshalb in vielen Fällen Zellen aus dem Bindegewebe zu Blutzellen werden können und umgekehrt.

Blutbildendes (hämo poetisches) Gewebe kann in zahlreichen Gebieten des Körpers lokalisiert sein. Ihre Lage variiert beträchtlich von Form zu Form und vom embryonalen zum adulten Zustand. Im allgemeinen besitzen diese Orte jedoch gemeinsame Strukturmerkmale (Abb. 318). Alle Blutbildungsstätten stellen letzten Endes Erweiterungen der Blut- bzw. Lymphgefäße dar oder liegen in deren Nähe. Ein Netzwerk aus retikulärem Bindegewebe bildet das Grundgerüst dieser Gewebe. In dem Maschenwerk finden wir eine Anzahl von Blutzellvorstufen, die sich über Teilungs- und Differenzierungsprozesse zu reifen Blutzellen entwickeln. Aus dem Mesenchym gehen die Stammzellen der roten und der weißen Blutkörperchen, die *Haemozytoblasten*, hervor, Zellen, die großen Lymphozyten ähneln, mit basophilem Plasma und einem großen, kugeligen Kern. Lymphozyten haben möglicherweise einen separaten Ursprung.

Blutbildungsstätten

Die ersten im Embryo gebildeten Blutgefäße führen Nährstoffe zu, und die ersten Blutzellen sind Erythrozyten, die im Zusammenhang mit der ersten Gefäßanlage gebildet werden. Die ersten Blutzellen und die Endothelwand der ersten Blutgefäße (primäre Gefäßwand) entstehen aus dem gleichen Zellmaterial, aus *Angioblasten*, Derivaten der Mesenchymzellen. Sie bilden Zellgruppen, *Blutinseln*, die bei dotterarmen Formen am vorderen ventralen Rand der Seitenplatten liegen und sich, mit der weiteren Ausdehnung des Seitenplattenmesoderms, bald ventral auf der Bauchseite vereinigen. Bei Formen mit makrolecithalen Eiern und bei den Säugern entstehen die ersten Blutinseln extraembryonal im Mesenchym der Dottersackwand (Abb. 268 A, S. 337). In einem etwas späteren Stadium können Blutzellen in verschiedenen Regionen aus dem Mesenchym oder den Wänden der Blutgefäße entstehen. Bevorzugte Gebiete beim Embryo sind Niere, Leber, Milz und Kiemendarmbereich, vor allem Thymus. Die embryonale Niere ist bei vielen Formen, von den Haien bis zu Reptilien und Vögeln, eine wichtige Blutbildungsstätte. Das gleiche gilt bei vielen Embryonen und jungen Tieren für die Kiemendarmregion, insbesondere den Thymus. Bei den Säugetieren sind Leber und Milz nur während der Embryonalzeit (unter normalen Bedingungen), nicht aber im Adultstadium, bedeutsame hämo poetische Organe.

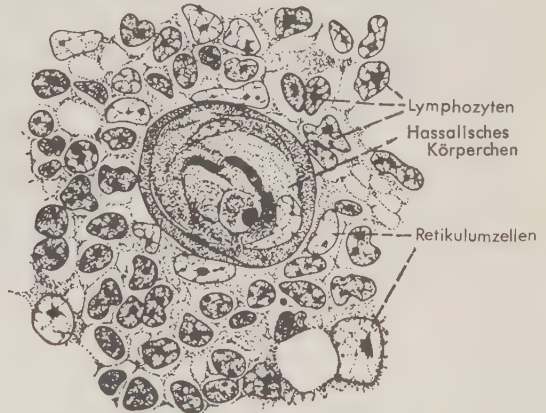
Selbst im adulten Zustand kann eine große Vielzahl von Organen bei der einen oder anderen Gruppe blutbildende Zentren enthalten. Bei Neunaugen, Elasmobranchiern, vielen Teleostern und Amphibien beteiligt sich die Niere durch das ganze Leben hindurch an der Blutbildung, und ebenso enthält die Leber bei diesen Formen und bei den Schildkröten blutbildendes Gewebe. Bei den Haien werden weiße Blutzellen in den Gonaden gebildet. Lymphatisches Gewebe finden wir im Bereich des Kiemendarms bei verschiedenen Formen, vom Fisch bis zu den Säugern, als tonsillenähnliche Zellmassen. Es ist auch in der Darmwand allgemein verbreitet (Abb. 270, S. 339). Bei höheren Wirbeltieren wird das *Knochenmark* zum wichtigsten Zentrum der Blutbildung; auf diese Weise werden die Binnenräume der Knochen zweckmäßig ausgenutzt. Bei einigen Fröschen sowie bei Reptilien und Vögeln entstehen alle Blutzelltypen im Knochenmark. Die bisher gültige Anschauung, daß bei den Säugern aus dem Knochenmark keine Lymphozyten in den Blutstrom abgegeben werden, kann nach den

neuerdings vorliegenden Befunden wohl nicht aufrechterhalten werden. Daneben werden Lymphozyten bei den Säugern in den Lymphknoten (Abb. 321, S. 402) gebildet und angehäuft, in der Milz (Abb. 320) zumindest angesammelt, möglicherweise auch gebildet.

Thymus

Wie zuvor erwähnt, ist während der Embryonalzeit bei allen Vertebraten blutbildendes Gewebe im Kiemendarmbereich angesiedelt. Bei den meisten Wirbeltieren ist ein Großteil davon im Thymus lokalisiert. Er fehlt zwar bei den Myxinoiden, und bei den Petromyzonten ist sein Vorkommen zweifelhaft. Ansonsten wird er überall ausgebildet und tritt oft deutlich hervor. Bei Fischen liegt Thymusgewebe, von der Haut (und einer Muskelschicht) bedeckt, oberhalb der meisten oder aller Kiemenspalten. Bei der Mehrzahl der Tetrapoden ist der Thymus variabel gestaltet. Bei *Sphenodon*, Eidechsen und Schlangen tritt er in Form von zwei Paaren eines kompakten Organs im Halsbereich auf (Abb. 431 D, E, S. 534). Bei Vögeln liegt, wie bei ihrer Krokodilverwandtschaft, der Thymus im allgemeinen als langer paariger Strang im Halsbereich, ist unregelmäßig geformt und variabel in Läppchen gegliedert. Bei den Säugern besteht er im allgemeinen aus einem einzigen Organpaar, das vorwiegend am Vorderende des Thorax, dorsal vom Sternum, gelegen ist (intrathoracaler Thymus), seltener im Halsbereich (cervicaler Thymus, z. B. beim Maulwurf und einigen Beuteltieren). Der Säugerthymus kann aber auch jederseits aus zwei Teilen bestehen, die thoracal und cervical angeordnet sind: Hals- und Brustthymus (z. B. bei Rind, Reh usw.).

Abb. 319. Thymus, Mensch. Ausschnitt aus der Markzone. Zahlreiche Lymphozyten sind in das von Retikulumzellen gebildete Maschenwerk eingelagert. Das Hassallsche Körperchen besteht aus abgeplatteten Retikulumzellen, die sich schalenartig um eine vergrößerte und abgerundete Retikulumzelle gelegt haben. (Nach DAHLGREN und KEPNER)



Der Thymus geht, zumindest zum Teil, aus Epithelverdickungen der embryonalen Kiementaschen hervor. Im allgemeinen treten die Thymusknospen am dorsalen Rand der Kiemenspalten auf. Allerdings besteht ein großer Unterschied darin, welche Kiementaschen sich an der Bildung des Thymus beteiligen (Abb. 266, S. 334). Bei den Fischen kann jede typische Kiementasche Thymusgewebe liefern, bei den Tetrapoden sind nur ein oder zwei Taschen dazu in der Lage. Bei den Vögeln geht die Entwicklung gewöhnlich von der 2. und der 3. postthyalen, bei den Säugern von der ventralen (und nicht wie üblicherweise bei anderen Tetrapoden von der dorsalen) Wand der 2. postspiraculären Schlundtasche aus.

Der Thymus ist in gut entwickeltem Zustand in zusammenhängende Läppchen gegliedert. An jedem Läppchen lassen sich Rinde und Mark unterscheiden. Beiden gemeinsam ist ein Maschenwerk aus retikulärem Bindegewebe als Grundgerüst,

dessen Maschenräume im Bereich der Rinde besonders dicht mit Lymphozyten angefüllt sind, während sich im Mark modifizierte Retikulumzellen zu Hassallschen Körperchen zusammengelagert haben (Abb. 319). Das retikuläre Gewebe des Organs ist aus dem Epithel der Kiementaschen (Schlundtaschen) hervorgegangen, die Lymphozyten stammen wohl (wie andere Blutzellen) aus dem Mesenchym.

Der Thymus vergrößert sich während des Embryonallebens rasch, doch beendet er sein Wachstum, bevor der Organismus das adulte Stadium erreicht. Bei den Tetrapoden kann er einer Degeneration unterliegen, und bei vielen adulten Säugern ist der Thymus ganz verschwunden.

Die Aufgaben des Thymus sind auch heute – trotz intensiver Forschung gerade in den letzten Jahrzehnten – noch unvollkommen bekannt. Er spielt sicher eine wichtige Rolle bei der Entwicklung und der Ausreifung des spezifischen Abwehrsystems des Organismus. Bei Säugetieren scheint er z. B. weniger Bildungsstätte neuer Lymphozyten als vielmehr Prägungsort immunologisch kompetenter Lymphozyten zu sein (T-Lymphozyten), die bei Immunreaktionen zellständige Antikörper bilden. Sie wandern vom Thymus in lymphatische Organe aus.

Bursa Fabricii

Ein dem Thymus in vieler Hinsicht sehr ähnliches lymphatisches Organ, die *Bursa Fabricii*, entwickelt sich bei Vögeln als dorsale Tasche von der Kloake aus (Abb. 295, S. 368). Wie der Thymus entsteht das Organ in einem sehr frühen Entwicklungsstadium in der Wand des Darmrohres (allerdings am hinteren Ende), enthält während der Embryonalzeit eine große Zahl sich rasch teilender Lymphozyten und bildet sich am Ende der Wachstumsperiode mehr oder minder vollständig zurück. Histologisch handelt es sich um ein lymphoepitheliales Organ. Das Epithel soll Quelle der Lymphozyten sein, obwohl deren Herkunft derzeit sehr unterschiedlich interpretiert wird. Daneben enthält die Bursa noch Areale mit normaler Darmschleimhaut.

Die Bursa Fabricii ist bei Vögeln für die Prägung immunologisch kompetenter Lymphozyten (B-Lymphozyten) verantwortlich, die in lymphatische Organe (außer Thymus) ausgesiedelt werden und künftig bei der Infektabwehr humorale Antikörper in Blut und Gewebe abgeben können. Wo bei Säugetieren, bei denen keine Bursa Fabricii ausgebildet ist, die Prägung der B-Lymphozyten erfolgt, ist derzeit unbekannt, diskutiert werden Knochenmark, Lymphfollikel im Dünndarm oder in der Appendix vermiformis.

Milz

Die Milz, Lien, und – bei den Säugetieren – die Lymphknoten sind die einzigen Organe, in denen blutbildendes und blutspeicherndes Gewebe in abgegrenzten großen Organen zusammengefaßt ist. Die Milz ist früh in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere entstanden. Bei den Cyclostomen und (etwas kompakter gestaltet) bei den Lungenfischen ist sie nur als eine Schicht retikulären, blutbildenden Gewebes vorhanden, die einen Teil des Darmrohres umgibt. Bei den meisten Fischen und allen Tetrapoden ist sie jedoch, wenngleich dem Darm benachbart, ein eindeutig abgrenzbares, rötliches Organ, das im Mesenterium dorsale liegt. Ihre Form ist variabel und wird von den benachbarten Organen mitbestimmt. Die längliche, dem Darmrohr parallele Milz ist wahrscheinlich primitiv und bei der Mehrzahl der Fische, bei Urodelen und Reptilien beibehalten worden. Bei einigen Fischen, einigen Urodelen, den Anuren, vielen Vögeln und allen Säugetieren oberhalb der Monotremenstufe ist sie kompakter gebaut.

Wie die Abbildung 320 zeigt, besitzt sie eine komplizierte histologische Struktur.

In ein durch Bindegewebsbalken gestütztes Netzwerk retikulären Bindegewebes sind Massen von Blutzellen eingelagert. In bestimmten Arealen, die sich um Milzarterien-äste (Zentralarterien) anordnen, finden wir zahllose Lymphozyten angehäuft, *weiße Pulpa*. In anderen Arealen, welche die venösen *Milzsinus* umgeben, herrschen die Erythrozyten vor, *rote Pulpa*. Die Milz wird durch eine A. lienalis gespeist, deren Äste sich aufzweigen und schließlich ein kompliziert gestaltetes Kapillarsystem bilden. Der Abfluß des Blutes erfolgt über eine Milzvene, deren Äste aus den Milzsinus kommen. Lymphgefäße sind dagegen in der Milz nur in sehr geringer Zahl vorhanden.

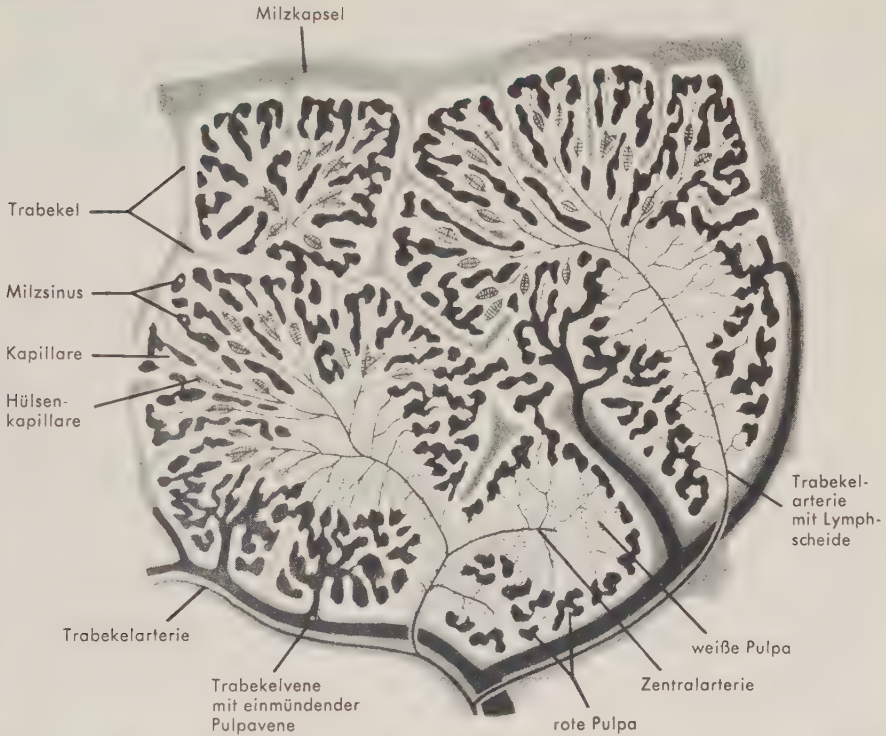


Abb. 320. Schematischer Schnitt durch eine Säugermilz (Ausschnitt). Milzsinus und Venen: schwarz; weiße Pulpa (Milzknötchen und Lymphscheiden): grob punktiert; Milzkapsel und Trabekel: grau; rote Pulpa: weiß; Hülsen der Hülsenkapillaren: schraffiert. (Aus BLOOM und FAWCETT)

Die Milz ist in jeder Gruppe der Wirbeltiere ein wichtiges Zentrum der Blutzellbildung. Beim Embryo können hier sowohl Erythrozyten als auch Leukozyten entstehen. Diese Aufgabe bleibt auch im adulten Zustand erhalten, mit Ausnahme der Säugetiere, wo das Knochenmark zur wichtigsten Blutzellbildungsstätte geworden ist und in der Milz im allgemeinen (beim Menschen wohl nur in geringem Maße) lediglich lymphozytäre Elemente gebildet werden. Dagegen werden in der Milz die Erythrozyten in großen Mengen – bei den Säugern noch ausgedehnter als bei niederen Gruppen – gespeichert, und ebenso erfolgt hier ein Abbau überalterter oder beschädigter roter Blutkörperchen. Das Eisen der zerfallenden Erythrozyten wird dem Knochenmark zur Neubildung roter Blutkörperchen zugeführt, das Hämoglobin der phagozytierten Erythrozytenrümpfe in Bilirubin umgewandelt und den Leberzellen zur Bildung der Gallensäuren zur Verfügung gestellt. Schließlich können die

Reticulumzellen der Milz im Blutstrom kreisende, schädliche Stoffe phagozytieren und abbauen und sich an der Bildung von Antikörpern beteiligen.

Bei vielen Säugetieren sind gelegentlich kleine, rötliche *Blutlymphknoten* in das Gefäßsystem zwischen Arteriolen und Venolen eingeschaltet. Sie entsprechen im Aufbau Miniaturmilzen und mögen ähnliche Funktion haben wie die Milz.

Lymphknoten

Lymphknoten sind im wesentlichen säugertypische Strukturen. Zwar sind Lymphgefäße bei allen Wirbeltieren von den Knochenfischen an vorhanden, doch finden wir auf ihrer Verlaufsstrecke keine erwähnenswerte Ansammlung von lymphatischem Gewebe, ehe wir die Säugerstufe erreichen. Bei Krokodilen und einigen Wasservögeln haben sich einige wenige Lymphknoten entwickelt. Bei den Säugetieren sind zahlreiche und variabel gestaltete Lymphknoten sowohl oberflächlich als auch im Körperinneren ausgebildet. Es handelt sich um kleine, rundliche Organe, deren bindegewebige Kapsel ein aus retikulärem Bindegewebe gebildetes Maschenwerk umschließt, in das

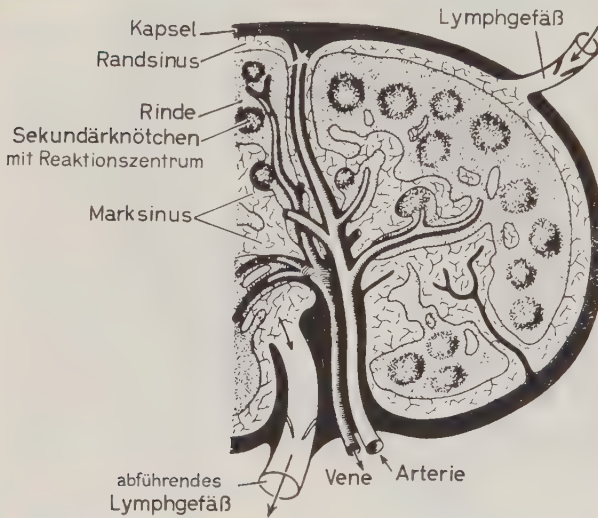


Abb. 321. Schematischer Schnitt durch einen Lymphknoten. Die afferenten Lymphgefäße treten durch die Kapsel und münden in den Randsinus. Das efferente Lymphgefäß verläßt mit der Vene den Lymphknoten am Hilus, wo die Arterie in den Lymphknoten eintritt. (Nach HEUDORFER aus PORTMANN, Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere)

unterschiedlich große Lymphozyten eingelagert sind (Abb. 321). Sie gleichen in ihrer Grundstruktur der Milz, unterscheiden sich jedoch grundsätzlich dadurch, daß sie an das Lymphgefäßsystem und nicht an das Blutgefäßsystem angeschlossen sind und ihre Sinus daher von Lymphe und nicht von Blut durchströmt werden. Die Lymphknoten sind bei den Säugetieren Lymphozytenbildungsstätten (bei den niederen Wirbeltieren entstehen die Lymphzellen gemeinsam mit den anderen Blutkörperchen). Sie sind gleichzeitig wichtige Abwehrzentren. Makrophagen, die aus den Reticulumzellen hervorgehen, können Bakterien, körperfremde Partikel, Toxine, aber auch körpereigene Abfallstoffe auffangen, die über die Lymphbahnen zugeführt werden. Bei entzündlichen Prozessen im Einzugsgebiet schwellen die Lymphknoten an.

Blutgefäße

Die Blutgefäße sind gleich den Blutzellen aus dem embryonalen Mesenchym hervorgegangen. Wenn die nährstoffhaltige Flüssigkeit durch den Körper des jungen

Embryos zu fließen beginnt, sammeln sich die angrenzenden Mesenchymzellen um solche Kanäle an und umgeben sie mit einer geschlossenen Wand. Die gesamte frühe Gefäßbildung findet auf diese Weise statt. In der späteren Ontogenese und auch postnatal können neue Gefäße gebildet werden (wenn sich z.B. ein bestimmter Organabschnitt oder Gewebsbezirk vergrößert oder Schäden repariert werden müssen). Dies geschieht durch Auswachsen von Kapillarsprossen von bereits vorhandenen Kapillaren. Die innere Auskleidung der Blutgefäße, das *Endothel*, besteht aus dünnen, blattförmigen Zellen, die an ihren Rändern miteinander zusammenhängen. In der Kapillarwand sind „Öffnungen“ (Fenster) in vielen Organen zwar elektronenmikroskopisch nachweisbar, aber auch diese sind durch feinste Membranen (Diaphragmen) verschlossen. Im Gegensatz zu vielen Evertabraten und selbst Amphioxus kommt somit das zirkulierende Blut bei den Wirbeltieren an keiner Stelle des Körpers (vielleicht mit Ausnahme der Milz) in unmittelbare Berührung mit der Gewebsflüssigkeit oder den Zellen des Organismus, obgleich ein großer Teil der Plasmabestandteile frei durch die dünne Endothelmembran hindurchtreten kann.

Am Kreislaufsystem unterscheiden wir: (1) das Herz, (2) die Arterien, definitionsgemäß die Gefäße, die das Blut vom Herzen weg zu den Geweben führen, (3) die Kapillaren und ähnliche Gefäßstrukturen – typische, kleine, dünnwandige Gefäße, die Arterien und Venen verbinden, (4) die Venen, die das Blut zum Herzen zurückführen oder zumindest in Richtung auf das Herz leiten, und (5) die Lymphgefäße, zusätzliche Gefäßbahnen, die bei den höheren Vertebraten an Bedeutung gewinnen und beim Rückfluß der Flüssigkeit aus den Geweben mithelfen.

Kapillaren

Die Kapillaren (Abb. 322; 325, S. 407), deren Wände lediglich aus einer dünnen Endothellage und einer Basalmembran (primäre Gefäßwand) bestehen, haben im allgemeinen nur ein so weites Lumen, daß gerade ein Erythrozyt passieren kann. Sie gehen in typischer Weise aus den Endverzweigungen der Arterien, den *Arteriolen*, hervor, schlängeln sich so durch die Gewebe, daß keine Zelle allzuweit von einer Kapillare entfernt ist, und setzen sich an ihrem distalen Ende in den Anfangsabschnitt der Venen, die *Venolen*, fort. Ein kapillares Netzwerk kann jedoch auch im arteriellen oder venösen System gebildet werden. Bei kiementragenden Wirbeltieren wird der vom Herzen kommende arterielle Blutstrom durch ein Kapillarsystem in den Kiemen unterbrochen³³. Der Rückfluß des Blutes aus den Organen zum Herzen kann ebenfalls durch eine zwischengeschaltete Zwangspassage eines (im Bereich des Venensystems gelegenen) Netzwerks von Kapillaren unterbrochen werden, so in der Leber aller Vertebraten und in der Niere vieler Wirbeltiergruppen. Ein solcherart zwischengeschaltetes System von Venen, das Blut in das Kapillarbett eines anderen Organs führt, statt es direkt an das Herz zurückzuleiten, bezeichnet man als *Pfortadersystem*.

Obwohl die Kapillaren die wichtigsten Zwischenstücke zwischen Arterien und Venen sind, gibt es auch andere Formen der Verbindung der beiden Gefäßtypen. Manchmal werden direkte „Kurzschlüsse“ größeren Kalibers gefunden – *arteriovenöse Anastomosen* – oder an die Stelle der Kapillaren treten kleine, dünnwandige „Blutseen“, die *Sinus* oder *Sinusoiden*. Die plötzliche Aufzweigung eines arteriellen oder eines venösen Gefäßes in zahlreiche, mehr oder minder geknäuelte feinste Gefäße

³³ Wir sind gewöhnt, uns das Blut in den Arterien (die in farbigen Abbildungen im allgemeinen „rot“ eingezeichnet sind) als sauerstoffreich vorzustellen; doch ist das Blut in den Arterien zwischen Herz und Kiemen beim Fisch natürlich sauerstoffarm, „venös“, und müßte in den Abbildungen „blau“ eingezeichnet werden, falls damit die Sauerstoffbelastung des Blutes ausgedrückt werden soll. Die Arterien zur Teträpodenlunge führen gleichfalls sauerstoffarmes, reduziertes, „venöses“ Blut, die Lungenvenen umgekehrt sauerstoffreiches, oxydiertes, „arterielles“ Blut.

bezeichnet man als **Wundernetz** (u. a. Glomerulus der Niere, Roter Körper der Teleosteer). Eine besondere Form der Wundernetze kann im distalen Abschnitt der Extremitäten, insbesondere bei den Watvögeln, und in den „Flossen“ aquatiler Säugetiere ausgebildet sein. Eine Vielzahl feiner Gefäßkanäle geht von Arterien aus, die den distalen Gliedmaßenabschnitt mit Blut versorgen, und umgibt – gleich einem

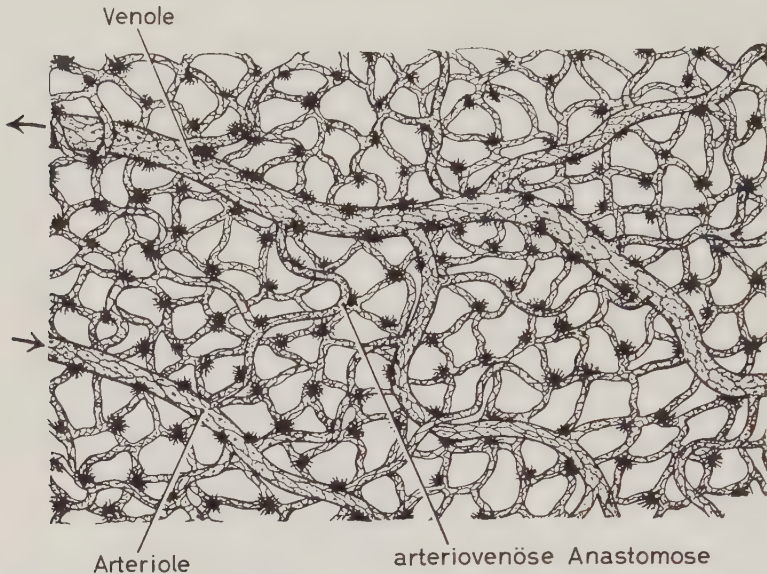


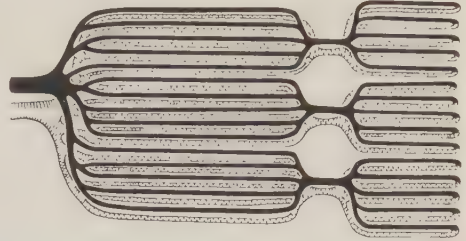
Abb. 322. Blutgefäße in der Schwimmhaut des Frosches. Arteriolen und Venolen stehen mittelbar über das engmaschige Kapillarsystem und unmittelbar über arteriovenöse Anastomosen in Verbindung. (Aus YOUNG, The Life of Mammals)

Labyrinth – die zurückführenden Venen. Auf diese Weise wird Wärme eingespart, da sie im Kurzschluß von den Arterien unmittelbar zu den Venen und von dort zum Rumpf geleitet wird, während die Extremität mit Blut geringerer Temperatur versorgt wird und daher kälter ist. Diese und andere Wundernetze können aus vielen Parallelgefäßen bestehen, die aufgrund ihrer Anordnung nach dem Prinzip eines Gegenstrommultiplikators arbeiten und so einen Konzentrierungsmechanismus herbeiführen (Stoffkonzentration durch das Gegenstromprinzip in der Niere, Schutz vor Wärmeverlust, Drucksteigerung im Roten Körper, Abb. 323). Im Schwanz mancher Säugetiere (so bei Hund, Katze, Ratte) liegen kleine Knötchen, *Glomeruli caudales*, die von dichten Gefäßknäueln gebildet und von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt werden. Beim Menschen ist ein solches Knötchen an der Steißbeinspitze ausgebildet, *Glomus coccygeum*. Hierbei handelt es sich anscheinend nur um eine dichte Zusammenlagerung in engen Schlingen verlaufender Gefäßabschnitte und nicht um Gegenstrommultiplikatoren. Wir finden solche Gefäßknäuel in Intercoastal- und Eingeweidegefäßen vieler aquatiler Säugetiere, wo sie als Blutspeicher und Vorrichtungen für den Druckausgleich beim Tauchen gedeutet werden.

Die Kapillaren sind für eine präparatorische Darstellung zu klein und werden deshalb von der makroskopischen Anatomie vernachlässigt. Aber es darf nicht vergessen werden, daß funktionell die Kapillaren den wichtigsten Teil des Kreislaufsystems bilden. Die anderen Gefäßabschnitte benutzt das Blut nur als Strombahn, gewissermaßen für den „Transit“, hier aber ist es „am Werk“. Hier steht es im

Stoffaustausch mit der Interzellularflüssigkeit und durch diese mit den Zellen, gibt Sauerstoff und Nährstoffe ab und nimmt CO_2 und Abbauprodukte auf. Das Endothel bildet im allgemeinen für Zellen und große Moleküle eine unpassierbare Schranke (wenngleich die weißen Blutkörperchen dank ihrer amöboiden Beweglichkeit zwischen den Kapillarendothelzellen in das Gewebe auswandern können), kleine Moleküle und Ionen können durch die Kapillarwand hindurchtreten.

Abb. 323. Schematische Darstellung eines Wundernetzes aus dem roten Körper der Schwimmblase eines Aals. Parallel verlaufende Arterien (hell) und Venen (schwarz) bilden einen Gegenstrommultiplikator, mit dessen Hilfe Gase (O_2 , CO_2) unter einem Druck in die Schwimmblase abgesondert werden können, der deutlich den Blutdruck übersteigt. (Nach RIETSCHEL)



Für den Stoffaustausch zwischen Kapillarblut und Gewebe spielen zwei Mechanismen eine wesentliche Rolle: Diffusion und Osmose. Der Sauerstoffpartialdruck ist im „arteriellen“ Blut wesentlich größer als in der Gewebsflüssigkeit. Infolgedessen diffundiert Sauerstoff in das Gewebe. Umgekehrt ist der Partialdruck des Kohlendioxids im Gewebe größer, so daß CO_2 an das Blut abgegeben wird. Im Blut ist dank der Anwesenheit spezifischer Eiweißkörper der (kolloid-) osmotische Druck größer als in der Gewebsflüssigkeit. Diese Differenz ruft an sich ein Einstromen gelöster Stoffe in das Blut hervor. Am proximalen (arteriellen) Ende der Kapillaren überwiegt jedoch der Kapillardruck die Kräfte des osmotischen Druckes; Wasser und die darin gelösten Nährstoffe werden deshalb an das Gewebe abgegeben. Im distalen (venösen) Bereich der Kapillaren ist der Blutdruck durch die Reibung an der Kapillarwand vermindert, der osmotische Druck durch das Abströmen des Wassers im arteriellen Kapillarabschnitt erhöht. Die Wirkung des osmotischen Druckes dominiert hier über die Wirkung des Blutdruckes; die gelösten Abbaustoffe strömen daher zusammen mit ihrem Lösungsmittel Wasser aus der umgebenden Gewebsflüssigkeit in die Kapillaren ein und werden vom Blut aufgenommen. (Auf die Bedeutung der Kapillarwand für den Stoffdurchtritt kann hier nicht eingegangen werden. Die Diskussion über dieses interessante Problem ist noch im Fluß, die Erörterung von Einzelheiten würde an dieser Stelle zu weit führen.)

Arterien und Venen

Die größeren Gefäße des Körpers, Arterien und Venen (Abb. 324), ihre feineren Zweige, Arteriolen und Venolen, und ebenso die Hauptlymphgefäße besitzen zur primären Gefäßwand, dem Endothelrohr, zusätzlich äußere Wandschichten (sekundäre Gefäßwand). Sie enthalten Bindegewebsfasern, elastische Netze und glatte Muskulatur in unterschiedlicher Menge. In der Wand der großen Arterien oder Venen sind kleine ernärende Gefäße für diese Gewebe vorhanden. Gewöhnlich werden in der Wand der großen Gefäße drei Schichten unterschieden: eine *Tunica intima* oder *interna*, eine *Tunica media* und eine *Tunica externa* oder *Adventitia*. Bei den kleinen Gefäßen besteht die Tunica intima praktisch nur aus dem Endothel, bei größeren Arterien kommen noch eine dünne Schicht Bindegewebe und eine elastische Faserschicht, *Membrana elastica interna*, hinzu. Die Tunica media wird hauptsächlich aus glatter Muskulatur aufgebaut, deren Zellen vorwiegend zirkulär angeordnet sind und das Lumen verengern können. Vielfach wird die Tunica media außen durch eine

zweite elastische Membran, *Membrana elastica externa*, begrenzt. Außerhalb davon liegt die Adventitia, die aus Bindegewebe besteht, das in Form eines Scherengitters angeordnet ist, längsgerichtete glatte Muskelzellen enthält und das Gefäß mit den Strukturen der Umgebung verbindet. Arterien und Venen sind zwar grundsätzlich ähnlich gebaut, doch ist die Venenwand viel weniger einheitlich gestaltet und im allgemeinen dünnwandiger (Abb. 324). Da sie weniger Muskulatur enthält (die sich bei der Fixation kontrahiert) als die Wand vergleichbarer Arterien, ist das Querschnittsbild der Venen meist nicht rund und weist ein größeres Kaliber auf.

Diese Unterschiede sind funktionell bedingt. Der Blutdruck in den Arterien ist um ein Mehrfaches höher als in den Venen. Das Blut fließt in den Arterien mit einer größeren Geschwindigkeit als in den Venen. Das Lumen einer Arterie ist viel geringer als das einer Vene von gleicher Bedeutung. Daraus ergibt sich, daß sich zu einem gegebenen Zeitpunkt viel mehr Blut in den Venen befindet als in den Arterien. Im histologischen Schnitt kann man häufig Arterie und Vene nebeneinander finden (Abb. 324) und aufgrund der genannten Kriterien leicht unterscheiden. Aus den funktionellen Unterschieden erklären sich weitere Gegensätze zwischen Arterien und Venen. Das Kaliber einer Arterie bleibt für große Strecken weitgehend konstant. Es vermin-

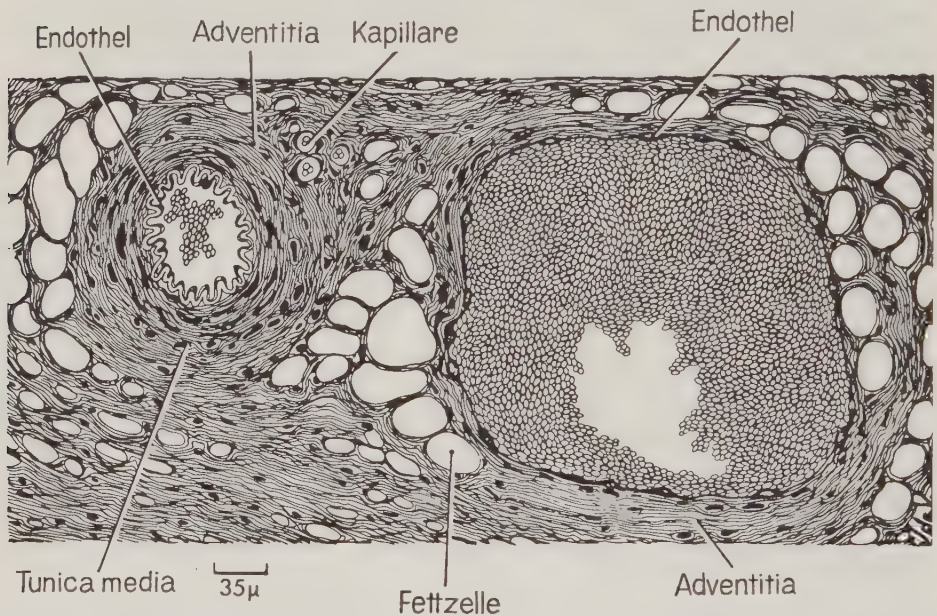


Abb. 324. Schnitt durch eine kleine Arterie und die begleitende Vene. Unterschiedliche Größe der Gefäße, verschiedene Dicke ihrer Wandung. (Aus YOUNG, nach MAXIMOW und BLOOM)

dert sich lediglich insoweit, als Zweige abgegeben werden. Eine Vene kann sich auf ihrer Verlaufsstrecke ausweiten und besonders bei Haien und Cyclostomen einen großen Sack oder *Sinus* bilden. Beim Arteriensystem sind die individuellen Varianten weniger zahlreich, die Venen weisen dagegen eine außerordentliche Variabilität auf. Ein schnell fließender Gebirgsbach erzwingt sich einen möglichst geraden und unabgelenkten Verlauf, während ein träge strömender Fluß sich windet, aufzweigt, wieder vereinigt und Inseln bildet. So erscheint beim Embryo eine Vene oft als ein Netzwerk variabler Kanäle (s. Abb. 351, S. 433); welche Kanäle schließlich die defi-

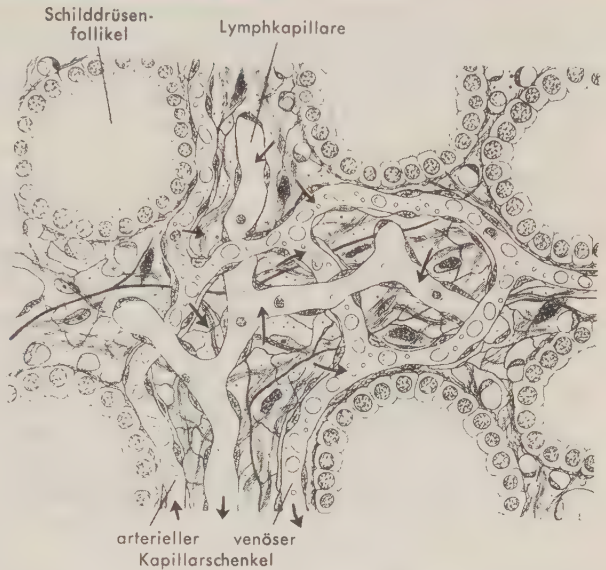
nitiv Vene bilden, ist nicht festgelegt, und daraus ergeben sich die individuellen Abweichungen.

Während wir bei einem Individuum nur zwei Typen des Arterienwandbaues unterscheiden können, sind die Unterschiede in der feineren Differenzierung der Venenwand bei dem gleichen Organismus viel größer. Die herznahen Arterien, deren

wesentliche Aufgabe darin besteht, den rhythmischen Ausstoß des Blutes aus dem Herzen in ein kontinuierliches Strömen umzuwandeln, enthalten reichlich elastisches Material, in der Aorta vielfach in Form zahlreicher elastischer Membranen:

Arterien vom elastischen

Abb. 325. Schematische Darstellung von Blut- und Lymphkapillaren in ihrer Beziehung zu den Schilddrüsenfollikeln eines Säugetieres. Die Pfeile geben die Richtung des Stofftransports zu und aus den Kapillaren an. (Aus KAMPMEIER)



Typ. Bei den peripheren Arterien steht die Aufgabe der Blutverteilung im Vordergrund, hier ist die Muskelschicht der Tunica media besonders ausgeprägt, welche die Weite des Arterienrohres und damit auch die in ein bestimmtes Körperareal einströmende Blutmenge kontrolliert: *Arterien vom muskulösen Typ.* Die Wand der Venen in den verschiedenen Körperregionen kann dagegen recht unterschiedlich gestaltet sein, abhängig von dem hämostatischen Druck, der auf ihr lastet. Die typische Dreischichtung der Wand treffen wir vornehmlich in den Extremitätenvenen. Vor allem hier sind oft auch Klappen ausgebildet, die gewöhnlich paarig auftreten. Sie stellen Intimafalten dar (werden von Endothel und Bindegewebe gebildet), hinter denen eine taschenähnliche Ausweitung des Gefäßrohres liegt. Ein Rückfluß des Blutes wird verhindert, da sich die Klappenränder unter dem Druck der Blutsäule aneinanderlegen und das Gefäß verschließen. In den Arterien sind solche Bildungen fast nie vorhanden, da im allgemeinen der hohe arterielle Blutdruck ein Zurückströmen des Blutes verhindert.

Lymphgefäße sind außerordentlich dünnwandig (Abb. 325). Ganz allgemein ähneln sie Venen oder Kapillaren, sind aber noch unregelmäßiger.

Arteriensystem

System der Arterienbogen (Kiemenbogenarterien) bei Fischen

Bei primitiven, kiemenatmenden Wirbeltieren (und ebenso bei Amphioxus) strömt alles Blut vom Herzen in einer *Aorta ventralis* kopfwärts, die am Boden des Kiemendarmes liegt. Von ihr ziehen jederseits zwischen den hintereinander folgenden

Kiemenspalten **Kiemenbogenarterien**³⁴ dorsalwärts (Abb. 326; 327; 330, S. 411). Jeder Arterienbogen zweigt sich an den Kiemenlamellen in Kapillaren auf, in deren Bereich die Aufnahme des Sauerstoffs in das Blut erfolgt. Dorsal gehen aus den Kiemenbogenarterien zwei Längsblutleiter hervor, die sich caudal vom Kiemenbereich vereinigen: **Aorta dorsalis**. Sie gibt eine Reihe Arterienäste für Kopf, Rumpf und Flossen ab und setzt sich in die **Aorta caudalis** = A. caudalis fort. Bei den Tetrapoden sind die Kiemen verlorengegangen, doch treten „Kiemenbogenarterien“ bei jedem Embryo auf. Die phyletische Entwicklung der Arterienbogen ist eines der interessantesten Kapitel in der Entwicklung der Organisation der Wirbeltiere.

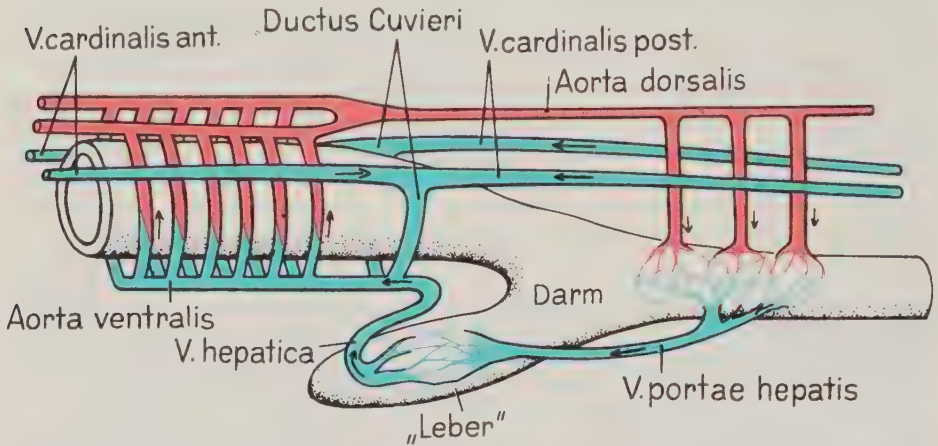


Abb. 326. Schema des Gefäßsystems von *Amphioxus*. Mit Ausnahme des fehlenden Herzens an der Wurzel der ventralen Aorta ist das Gefäßsystem dem der Vertebraten gut vergleichbar. Von den zahlreichen Arterienbogen sind nur wenige abgebildet. Sauerstoffreiches Blut: rot; sauerstoffarmes Blut: blau. (Hierbei wurde angenommen, daß nur im Kiemenbereich Sauerstoff aufgenommen wird, obwohl ein Teil der O₂-Aufnahme über die Haut erfolgt.)

An einem schematisierten primitiven Wirbeltier (Abb. 330 A) wollen wir zunächst die Anordnung der Kiemenbogenarterien betrachten. Sie bestehen aus segmentalen, paarigen Arterienbogen, die vor oder zwischen den Kiemenspalten oder -taschen dorsalwärts ziehen und jenseits des kapillaren Netzwerkes die paarigen dorsalen Aorten erreichen. Hinter den Kiemen vereinigen sich die beiden Gefäße zu einem einzigen medianen Stamm, der nunmehr unpaaren **Aorta dorsalis**, die das Blut zu den Organen des Körpers zurückführt. Die Zahl der Kiemenbogenarterien war bei den ancestralen Vertebraten wahrscheinlich hoch und variabel, sie ist sehr hoch bei *Amphioxus* und beträgt bei den Schleimfischen bis zu 15 Arterienbogen. Abgesehen von den Cyclostomen und einigen sehr wenigen Haien sind jedoch, wie erwähnt, normalerweise bei den Wirbeltieren nur fünf Kiemenspalten plus ein Spritzloch vorhanden und daher potentiell sechs Kiemenbogenarterien³⁵ möglich, die gewöhnlich mit römischen Zahlen bezeichnet werden. Beim Wirbeltierembryo entwickeln sich diese Bogen im allgemeinen in regelmäßiger Folge von vorn nach hinten (Abb. 334, S. 415), und bis zu dem Zeitpunkt, zu dem die Kiemen ihre Tätigkeit aufnehmen, sind die Kiemenbogenarterien durchgehende, ununterbrochene Gefäße. Die erste

³⁴ Kiemenbogenarterien = Arterienbogen = aortic arches im englischsprachigen Schrifttum.

³⁵ Drei seltene Haie besitzen wahrscheinlich sekundär eine oder zwei zusätzliche Kiemenspalten und daher auch „überzählige“ Kiemenbogenarterien.

Kiemenbogenarterie ist beim sehr jungen Embryo die einzige Verbindung zwischen ventraler und dorsaler Aorta.

Die Wirbeltiere passen sich jedoch keineswegs einem vom Menschen entworfenen Konstruktionsschema an, und deshalb sind bei den Kiemenbogenarterien wie anderswo die „idealisierten“ Verhältnisse, die wir dargestellt haben, beim adulten Tier nicht vorhanden. Es besteht ein beträchtlicher Unterschied zwischen zu- und abführenden Abschnitten des Bogens, sobald sich bei Fischen die Kiemenkapillaren entwickeln. Schematisch haben wir die Arterienbogen so verteilt, daß einer jeweils eine Kieme (d. h. einen Kiemenbogenbereich) versorgt. Bei den Neunaugen sind sie jedoch so angeordnet, daß jeder Arterienbogen sowohl Vorder- als auch Hinterabschnitt eines Kiemensäckchens versorgt, und bei den Haien sind die efferenten Gefäßzweige ebenfalls jeweils einer Kiemenpalte zugeordnet. Die Art und Weise, in der sich ein Arterienbogen in Kapillarsysteme „aufspaltet“, ergibt sich aus der Anordnung der zu- und abführenden Gefäße. Die bei den verschiedenen Fischgruppen in dieser Hinsicht auftretenden Varianten sind in Abb. 331 (S. 413) dargestellt. Andere Unterschiede, welche die Verhältnisse komplizieren, entstehen durch die Ausbildung weiterer kleiner efferenter Gefäßstämme, von denen die *A. mandibularis* in den Unterkieferbereich, die *A. hypobranchialis mediana* (aus den paarigen Hypobranchialarterien hervorgegangen) als unpaares Gefäß auf der Ventralseite der Kiemenregion nach hinten bis zum Herzen zieht.

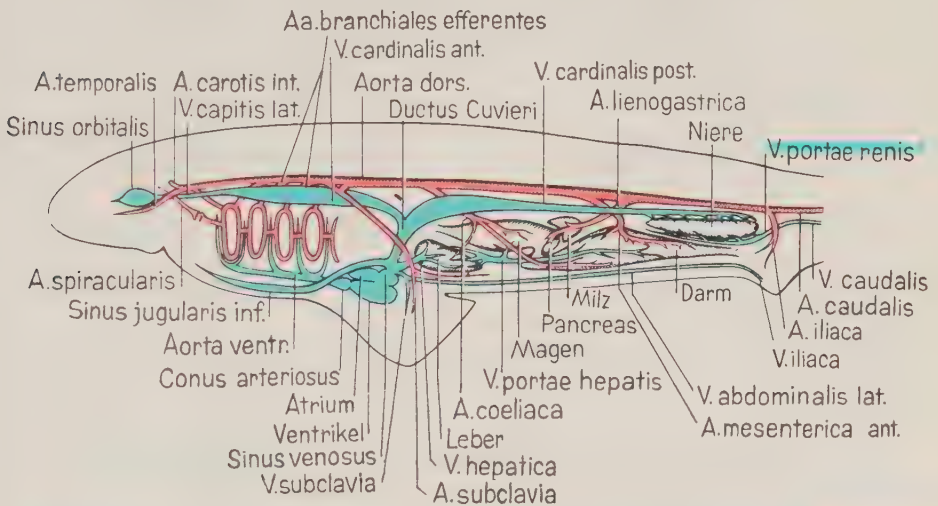


Abb. 327. Schema der großen Blutgefäße bei einem Hai (in der Ansicht von lateral). Die V. portae renalis ist hier (und in Abb. 328) ventral der Niere gezeichnet, um sie deutlicher darstellen zu können. Sie liegt in Wirklichkeit dorsal von der Niere.

Am auffälligsten ist der Befund, daß bei den Gnathostomen, die embryonal stets sechs Arterienbogen ausbilden, bestimmte Bogen immer verlorengehen oder modifiziert werden. Die Feststellung trifft u. a. auf den Mandibularbogen zu. Bei den rezenten Gnathostomen wird er zwar embryonal häufig angelegt, bleibt jedoch mit Ausnahme seiner dorsalen Portion, die sich an der Blutversorgung des Kopfes beteiligen kann (Abb. 327, Spiraculararterie; s. auch Abb. 330 B), nicht erhalten. Die zweite Kiemenbogenarterie (auch als Hyoidbogen bezeichnet) ist bei den Choanichthyes gut entwickelt, bei den meisten Actinopterygiern und bei dem Lungenfisch *Epiceratodus* geht sie jedoch verloren. Eine andere Variante tritt beim afrikanischen

Lungenfisch *Protopterus* auf, der sehr stark auf die Lungenatmung angewiesen ist und bei dem die Arterienbogen III und IV durch die Kiemenregion verlaufen, ohne sich aufzusplitteln. Bei einigen wenigen Teleostern ist die Zahl der „atmenden“ Kiemen ebenfalls reduziert.

Arterienbogen bei Amphibien

Auf der Amphibienstufe treten weitere Veränderungen im Verlauf der Kiemenbogenarterien auf (Abb. 328; 330 E; 332, S. 414), doch ist der adulte Zustand nicht allzuweit von dem Status entfernt, den die evolvierteren Fische darbieten. Die aufsteigenden Arterienbogen werden allerdings, da die Kiemenatmung weggefallen ist, nicht mehr

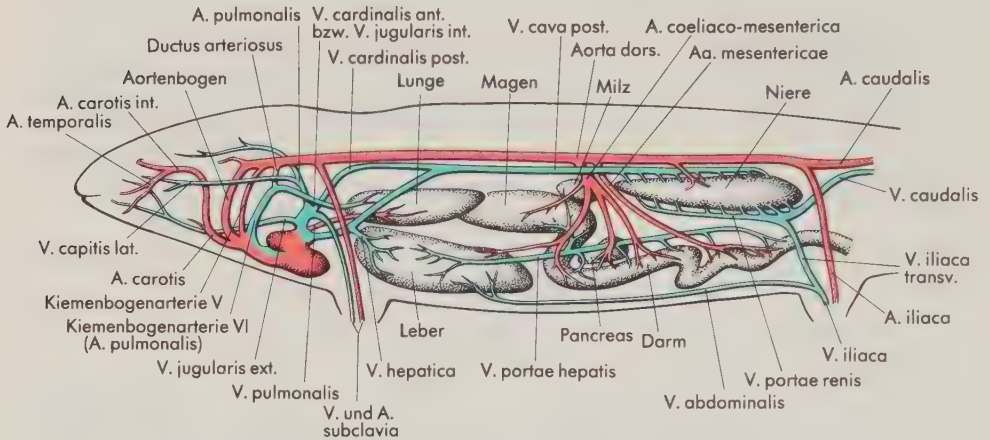


Abb. 328. Schema der großen Blutgefäße bei einem Schwanzlurch (in der Ansicht von lateral).

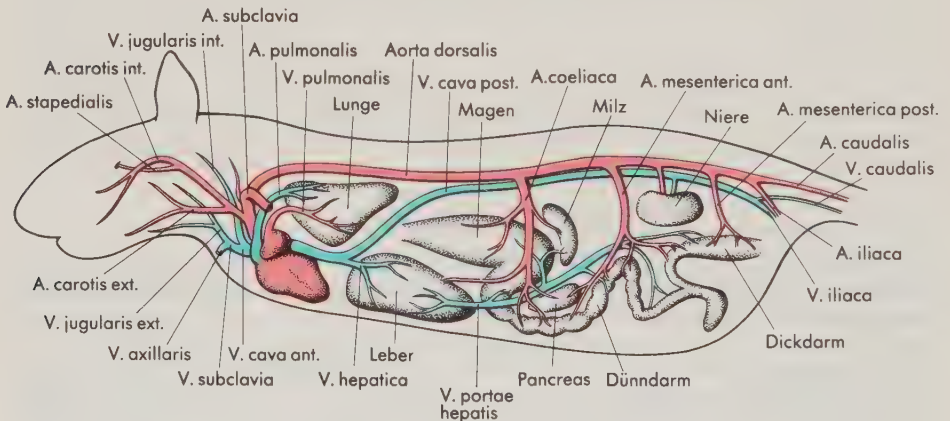


Abb. 329. Schema der großen Blutgefäße eines Säugers (Ratte) (in der Ansicht von lateral).

durch ein Kapillarnetz unterbrochen. Bei den Froschlarven werden Kiemenkapillaren zunächst angelegt, verschwinden aber zur Zeit der Metamorphose. Bei den Urodelen, bei denen sich niemals innere Kiemen entwickeln, bleiben Bogen als ununterbrochene Gefäßrohre vom Embryo bis zum adulten Tier erhalten. Wie bei den progressiveren

Fischen verschwinden der erste und der zweite Arterienbogen während des embryonalen Lebens. Bei vielen Urodelen persistieren die restlichen vier Bogen. Bei einigen Urodelen und bei allen Anuren fehlt jedoch der fünfte Bogen, so daß die Bogen III, IV und VI als die persistierenden Vertreter der Reihe übrigbleiben.

Veränderungen treten jedoch in den dorsalen Verbindungen der Bogen auf. Schon bei Fischen hat der 3. Arterienbogen zunehmend die Blutversorgung des Kopfes übernommen, führt das Blut also kopfwärts, statt es nach kaudal und damit dem Körper zuzuleiten. Bei den Tetrapoden werden dieser Bogen und die davon ausgehenden cranialwärts gerichteten Fortsetzungen der paarigen Aortae dorsales zur *A. carotis interna*. Als Fortsetzung der Aorta ventralis verläuft jederseits eine *A. lingualis* in den Mundbodenbereich und die Zungenregion. Der Endabschnitt der ventralen Aorta,

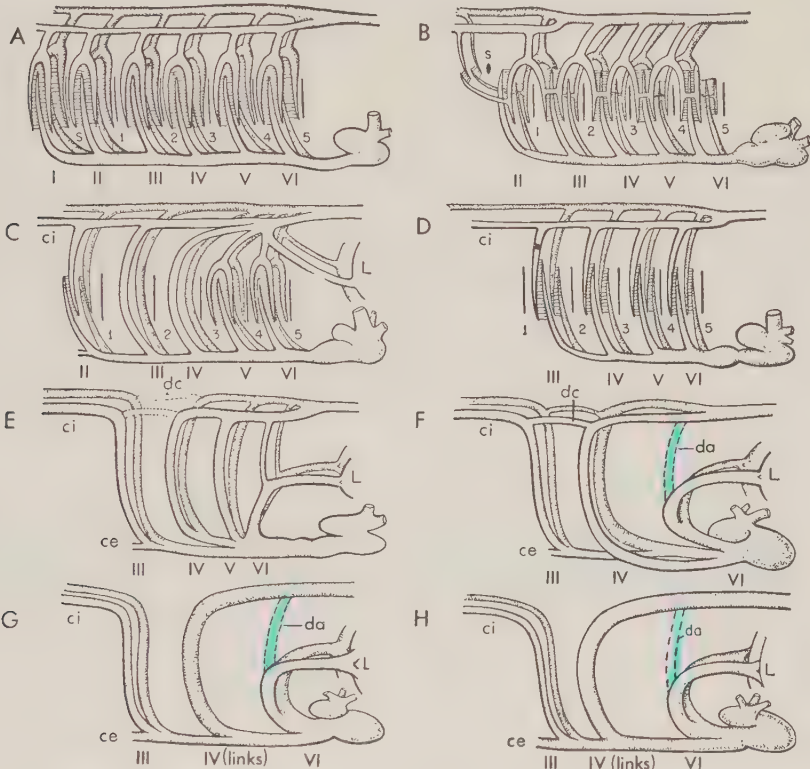


Abb. 330. Kiemenbogenarterien und davon abstammende Gefäße bei verschiedenen Typen der Wirbeltiere. A Theoretische Ahnform der Gnathostomen mit sechs unspzialisierten Kiemenbogenarterien; B typischer Zustand bei Fischen (dargestellt für einen Hai); C Lungenfisch *Protopterus*; D Teleosteer; E terrestrischer Schwanzlurch (Salamander); F Eidechse; G Vogel; H Säuger. Verschiedene kleinere Gefäße sind nicht dargestellt, Gefäße der rechten Seite fein punktiert. Bei den Landwirbeltieren sind die Gefäße so in das Schema eingezeichnet, daß ihre Position mehr oder weniger der Anordnung der Kiemenbogen entspricht, aus denen sie hervorgingen. Die Arterienbogen sind mit römischen Zahlen bezeichnet, das Spiraculum mit s und die folgenden Kiemenspalten mit arabischen Ziffern. Abk.: ce A. carotis ext.; ci A. carotis int.; da Ductus arteriosus; dc Ductus caroticus; L Lunge. Der Ductus caroticus, der hier für die Eidechsen angegeben ist, fehlt bei den Landwirbeltieren; bei den Schildkröten entspringen die Carotiden mit einem gesonderten Gefäßstamm unmittelbar aus dem Herzen. In F-H ist der embryonale Ductus arteriosus Botalli, der das Blut aus der A. pulmonalis an den Lungen vorbei in die Aorta leitet, gestrichelt angegeben.

zwischen dem 3. und dem 4. Arterienbogen, wird zur *A. carotis communis* (Abb. 335, S. 416). Das Segment der Aorta dorsalis zwischen 3. und 4. Bogen wird bei vielen Amphibien und bei der Mehrzahl der Amnioten durch einen Bindegewebsstrang ersetzt. Sofern es persistiert, bezeichnen wir es als *Ductus caroticus*.

Der 4. Arterienbogen ist bei niederen Tetrapoden stets ein paariges Gefäß. Er wird zum Aortenbogen, einem Hauptabschnitt der Blutbahn vom Herzen zum Körper. Die 5. Kiemenbogenarterie geht bei den Tetrapoden allmählich verloren. Sie kann bei Urodelen persistieren, ist jedoch bei den anderen Landwirbeltieren höchstens embryonal angelegt. Weshalb gerade der 4. Bogen ausgewählt wurde an Stelle der kürzeren und direkteren Verbindung über den 5. Arterienbogen, ist ein ungeklärtes Rätsel.

Bei den Tetrapoden (und den Lungenfischen) erhalten die Lungen ihr Blut aus der *A. pulmonalis*, die aus dem 6. Arterienbogen abgeht³⁶. Während der Larvalperiode strömt bei den Amphibien, solange die Lunge nicht arbeitet, das meiste Blut – als Teil des allgemeinen Blutstromes des Körpers – in diesem Bogen dorsalwärts unmittelbar in die Aorta dorsalis. Wenn die Luftatmung beginnt, wird der Blutstrom in diesem Bogen großenteils zur Lunge abgelenkt. Der nunmehr bedeutungslose dorsale Bogenabschnitt verschwindet bei den Fröschen und den meisten Amnioten; er persistiert jedoch in reduzierter Form als *Ductus arteriosus* bei adulten Urodelen, Gymnophionen und einigen wenigen Reptilien. Der basale Abschnitt der ventralen Aorta wird zunehmend unterteilt und der Pulmonalisstamm vom Hauptgefäß getrennt.

Insgesamt sehen wir bei Amphibien eine fortschreitende Aufgliederung des alten Bogensystems in drei Teile: (1) paarige Carotiden, welche die Kopfreion versorgen, (2) paarige Aortenbogen, die das Blut der Aorta dorsalis und damit dem Körper zuführen, und (3) paarige Pulmonalarterien zu den Lungen, deren Basis im Truncus arteriosus morphologisch weitgehend, funktionell wohl völlig von dem gemeinsamen Stamm der Aorta und der Carotiden abgetrennt wird.

Arterienbogen bei den Amnioten

Die weitere Spezialisierung des Bogensystems bei den Amnioten betrifft hauptsächlich die Aortenbogen, deren ursprünglich symmetrische Ausbildung durch einen asymmetrischen Zustand ersetzt wird. Es scheint, daß bei den ancestralen Reptilien noch (wie bei den Amphibien, z. B. beim Frosch) zwei Gefäßstämme aus dem Herzen austraten. Eine Arterie führte zur Lunge, der zweite Stamm verzweigte sich in die beiden Aorten und gab die Carotiden ab. Bei den rezenten Reptilien verlassen drei (statt zwei) Gefäßrohre das Herz (Abb. 332 C, D): (1) die *A. pulmonalis*, (2) ein kleines Gefäß nur zum linken Aortenbogen und (3) ein großer Gefäßstamm für beide Carotiden und den rechten Aortenbogen, der größer ist als sein Partner auf der linken Seite. Die Ostien der drei Gefäße am Herzen scheinen so gelegen, daß der linke Aortenbogen aus dem bei den meisten Reptilien unvollkommen geteilten Ventrikel vornehmlich sauerstoffarmes Blut erhält, während über das große Ostium den beiden Carotiden und dem rechten Aortenbogen oxygeniertes Blut zugeleitet wird. Neuere physiologische Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß beide Gefäßstämme gewöhnlich sauerstoffreiches Blut führen (s. S. 430). Bei den Vögeln, die von den Krokodilen verwandten Reptilien abstammen, ist der linke Aortenbogen vollständig verschwunden (Abb. 330 G). Kopf und Körper werden nur über eine einzige große Aorta versorgt, die dem Verlauf des rechten 4. Arterienbogens folgt. Die paarigen

³⁶ Bei den rezenten Amphibien ist die Haut immer mehr zum Atemorgan geworden, so daß die Lungenatmung in ihrer Bedeutung zurücktritt. Bei Fröschen zieht ein spezieller Ast der 6. Kiemenbogenarterie zur Haut.

Carotiden verlaufen an dem langen, schlanken Vogelhals einander eng benachbart, ventral von der Halswirbelsäule, und oft ist ein Partner des Gefäßpaares rückgebildet oder fehlt.

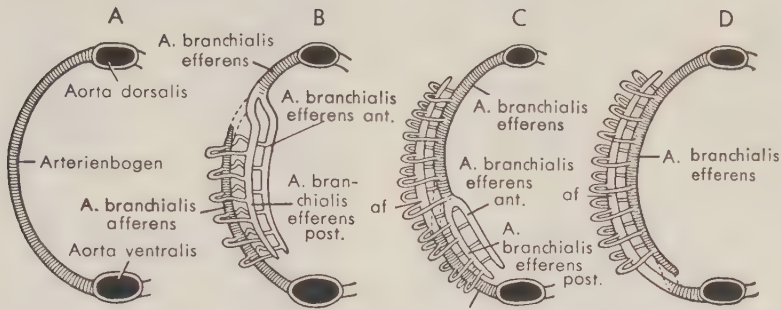


Abb. 331. Blutzirkulation in einer Fischkieme (linke Seite von hinten). A Embryonaler Zustand; der Arterienbogen ist nicht unterbrochen; B bei Haien wird die A. branchialis afferens vom Arterienbogen gebildet; die paarigen efferenten Gefäße, Aa. branchiales efferentes, sind Neubildungen. Wachstumsbedingte Lageänderungen in der späten Embryonalentwicklung der Haie lassen die Vorstellung aufkommen, als würden afferente und efferente Arterien miteinander alternieren (Abb. 330 B), doch ist dies eine sekundäre Modifikation; C Übergangsstadium zu den Verhältnissen bei Stören; D bei Teleosteen geht das efferente Gefäß aus dem embryonalen Arterienbogen hervor, die A. branchialis afferens stellt eine Neubildung dar. (Nach SEWERTZOFF, GOODRICH)

Die Entwicklung des Aortenbogens ging bei den Säugern einen anderen Weg (Abb. 330 H; 332 B). Die Säugervorfahren zweigten sich von den Ahnformen der rezenten Reptilien zu einem sehr frühen Zeitpunkt ab, und es besteht kein Grund zur Annahme, daß die ventrale Aorta je in zwei Wurzelstücke paariger Aortenbogen gespalten war. Aber selbst wenn dies der Fall gewesen sein sollte, so ist ein doppelter Bogen unnötig und wirkungslos. Irgendwann verschwand im Verlauf der zu den Säugern führenden Linie der rechte vierte Arterienbogen. Das Säugetier hat, gleich dem Vogel, die Blutversorgung des Körpers vereinfacht. Während sich jedoch die Vögel für den rechten Arterienbogen als Aortenbogen entschieden haben, ist bei den Säugern der linke Partner dieses Bogenpaares zum großen Aortenbogen geworden.

Bei den Säugern gehen beide Carotiden und die beiden Arterien zu den Vordergliedmaßen (Aa. subclaviae) aus dem Aortenbogen ab. In der Art ihrer Abzweigung bestehen jedoch große Differenzen; einige Typen sind als Beispiele in Abb. 333 dargestellt.

Die Embryonalentwicklung der Kiemenbogenarterien eines Säugetieres wiederholt in beträchtlichem Maße die oben umrissene stammesgeschichtliche Entwicklung der Arterienbogen (Abb. 334). Als erster Gefäßkanal vom Herzen zum Körper bildet sich die erste Kiemenbogenarterie. Die Schlundtaschen entwickeln sich hinter diesem Bogen, und die folgenden Arterienbogen II, III und IV entstehen jeweils zwischen ihnen. Der Bogen V erscheint in einigen Fällen als vorübergehende Bildung, und als letzter entwickelt sich der Arterienbogen VI. Während sich die hinteren Bogen noch ausbilden, werden die vorderen Arterienbogen bereits reduziert. Bogen I und II verschwinden, und der Arterienbogen III wird zur A. carotis interna. Das Blut strömt in Bogen VI beim Embryo aufwärts zur Aorta dorsalis, und nur wenig Blut gelangt vor der Geburt in die Lungen. Nach der Geburt wird der obere Teil dieses Bogens – der Ductus arteriosus – verschlossen. In der Zwischenzeit hat sich der Pulmonalisstamm von der Aorta getrennt, der rechte Arterienbogen IV ist verschwunden, und der Ductus caroticus wird verschlossen.

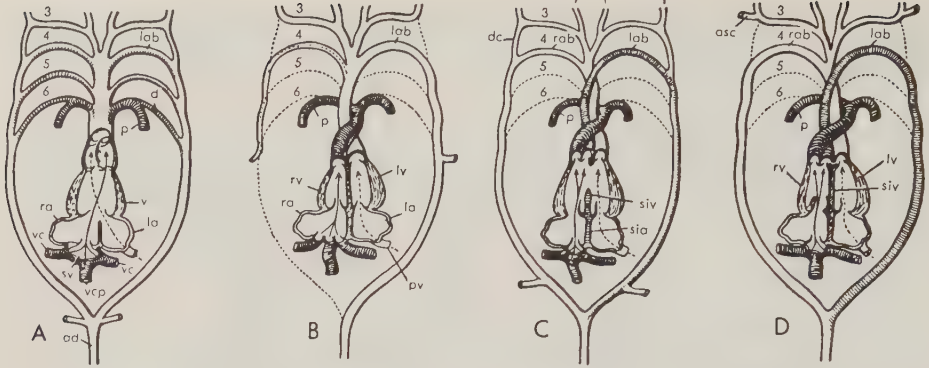


Abb. 332. Herz und Arterienbogen bei Tetrapoden (Ansicht von ventral). A Amphib; B Säugetier; C typische moderne Reptilien; D Krokodil. Das Herz ist eröffnet und so gezeichnet, als würden die Kammern in der gleichen Ebene liegen. Die dorsalen Enden der Arterienbogen sind jeweils (willkürlich) nach seitwärts verlagert. Die ausgezogenen Pfeile geben die Strömungsrichtung des sauerstoffarmen Blutes an, die gestrichelt gezeichneten Pfeile die Stromrichtung des aus der Lunge kommenden, oxydierten Blutes. Gefäße, die sauerstoffreiches Blut führen; weiß; Gefäße mit sauerstoffarmen oder scheinbar sauerstoffarmen Blut (s. Text): dunkel schraffiert. Aus dem dritten Arterienbogen geht medial die A. carotis int., lateral die A. carotis ext. hervor (in der Abb. nicht beschriftet). Bei Amphibien ohne Ventrikelseptum kommt es bis zu einem gewissen Grade zu einer Vermischung der beiden Blutströme. Die Unterteilung des Conus arteriosus führt zu einer teilweisen Trennung, doch erhält die Aorta dorsalis eine geringe Menge sauerstoffarmen Blutes beigemischt. Bei den Säugetieren ist die Trennung der Ventrikel vollständig, der Conus arteriosus in zwei Gefäßstämme geteilt, und die Arterienbogen sind bis auf den (linken) Aortenbogen und den Pulmonalisbogen rückgebildet. Der Säugerstatus ist anscheinend unmittelbar aus einem primitiven Zustand hervorgegangen, der bei den Amphibien erhalten blieb. Bei den rezenten Reptilien zeigt der Conus arteriosus dagegen eine Aufteilung in drei Gefäße (statt in zwei). Einer dieser Gefäßstämme, der sauerstoffarmes Blut zum Körper zurückleitet, führt nur zum linken vierten Arterienbogen. Bei den Krokodilen ist das Ventrikelseptum nahezu vollständig (es bleibt lediglich eine Verbindung an der Basis der beiden Aortenbogen: Foramen Panizzae), und die Ausschaltung des linken vierten Arterienbogens würde den für die Vögel typischen Zustand ergeben. Abk.: ad Aorta dorsalis; d Ductus arteriosus Botalli; dc Gefäßabschnitt der Aorta dorsalis zwischen 3. und 4. Arterienbogen (Ductus caroticus), der bei einigen Reptilien offen bleibt; la linkes Atrium; lab linker Aortenbogen; lv linker Ventrikel; p A. pulmonalis; pv V. pulmonalis; ra rechtes Atrium; rab rechter Aortenbogen; rv rechter Ventrikel; sia Septum interatriale; siv Septum interventriculare; sv Sinus venosus; v Ventrikel; vc V. cava anterior; vcp V. cava posterior. (Aus GOODRICH)

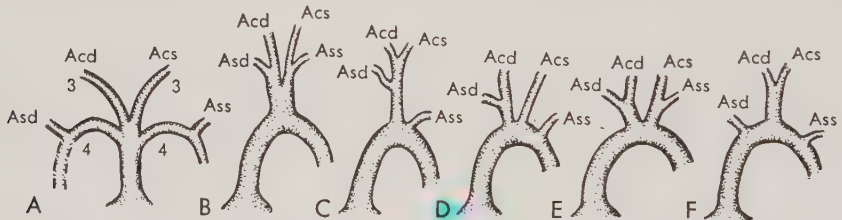


Abb. 333. Varianten in der Astfolge und dem Modus der Aufzweigung der großen Arterienäste des Aortenbogens bei Säugetieren (in der Ansicht von ventral). A Embryonaler Zustand mit Aorta ventralis und drittem (Carotisbogen) und viertem Bogenpaar. Der rechte vierte Arterienbogen geht später hinter der Abgangsstelle der A. subclavia verloren. Durch unterschiedliches Wachstum der einzelnen Gefäßabschnitte kommen die in Abb. B–F dargestellten Typen der Gefäßanordnung zustande. (D gibt das für den Menschen typische Gefäßverhalten wieder.) Abk.: Acd A. carotis communis dextra; Acs A. carotis communis sinistra; asd A. subclavia dextra; Ass A. subclavia sinistra. (Z. T. nach HAEFFERL)

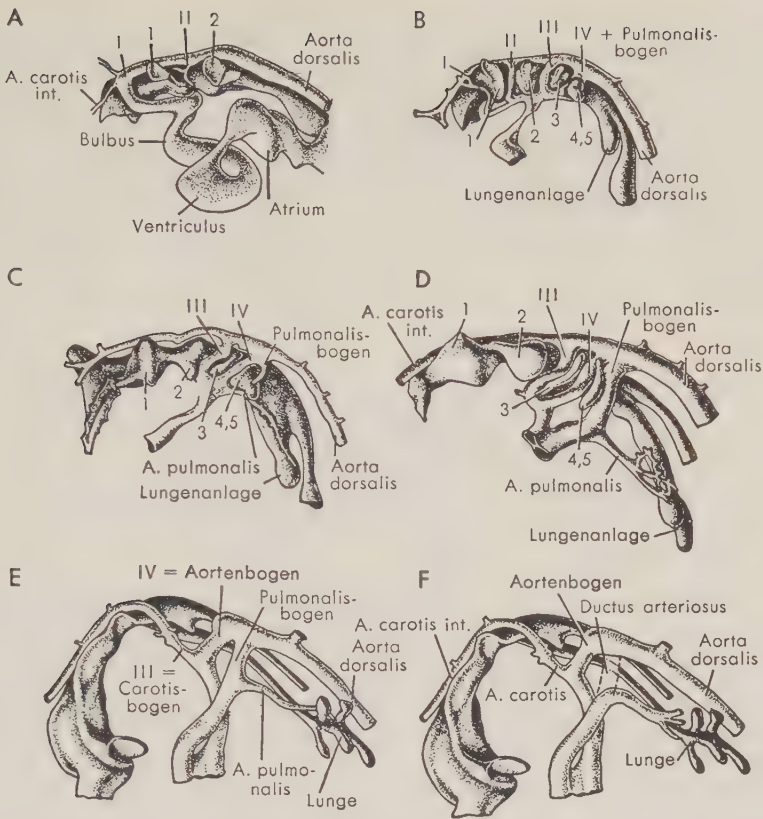


Abb. 334. Entwicklung der Arterienbogen beim Menschen (als Beispiel für einen Säuger). Zusätzlich zu den Gefäßen sind die Abgrenzungen der Binnenräume des Darmrohres, der Schlundtaschen, der Lungenanlagen und bei A auch des Herzens dargestellt. A Bogen I entwickelt; B Bogen I bereits rückgebildet, II und III ausgebildet; C Bogen II rückgebildet, Bogen IV (Aortenbogen) entwickelt, Bogen VI (Pulmonalisbogen) und Lungenarterien in Bildung begriffen (Bogen V wird beim Menschen nur vorübergehend angelegt und sofort rückgebildet); D Pulmonalisbogen gut entwickelt; E Carotisbogen (III) dorsal von der Aorta abgetrennt, Pulmonalisbogen grenzt sich an seiner Wurzel von der Aorta ventralis ab; F Reduktion des dorsalen Endstückes von Bogen VI (Ductus arteriosus) bei der Geburt. 1–5 Schlundtaschen. (Nach STREETER)

Blutversorgung des Kopfes

Bei Fischen wird die Kopfregion mit arteriellem Blut durch paarige Gefäße versorgt, die das vordere Ende der Aorta dorsalis bilden und längs jeder Seite des Kopfes nach vorn verlaufen (Abb. 335). Sie werden, wie wir gesehen haben, bei den Tetrapoden A. carotis interna genannt. Der Hauptstamm dieses Gefäßes zieht jederseits vor der Hypophyse in das Schädelcavum. Vorher gibt er jedoch einen starken Zweig ab, die A. orbitalis, die einen großen Teil des Gesichtes und der Kieferregion versorgt. Dieselbe Situation wird bei den meisten Gruppen der Tetrapoden, einschließlich einiger Säuger, beibehalten. Das Homologon der A. orbitalis ist die A. stapediale, die diesen Namen führt, weil sie durch die Öffnung dieses Gehörknöchelchens tritt.

Wir haben jedoch erwähnt, daß bei frühen Landwirbeltieren eine kleine A. lingualis vorhanden war, welche die Zungenregion mit Blut versorgte. Bei den Säugetieren

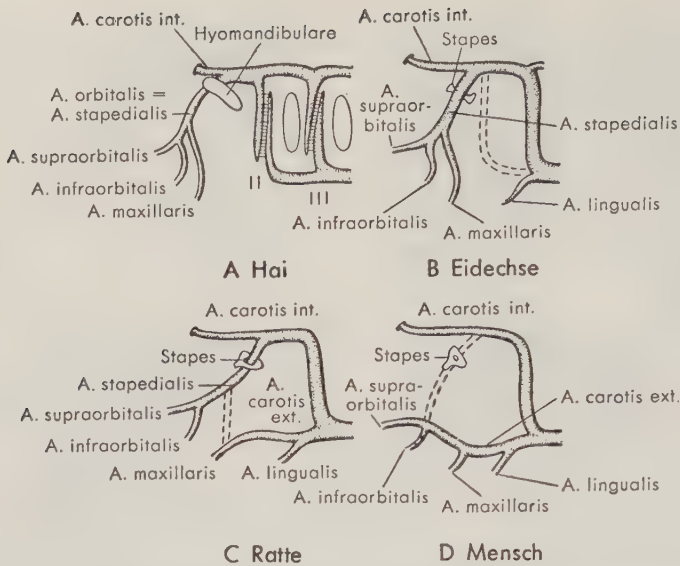


Abb. 335. Entwicklung des Carotissystems in der Phylogenese (dargestellt für die linke Körperseite). Um die Homologie deutlicher zu machen, wurde unterstellt, daß das Fisch„muster“ erhalten blieb und keine Halsregion abgegrenzt wurde. In einem verhältnismäßig primitiven Fischstatus (A) stellt die A. carotis interna eine direkte, kopfwärts gerichtete Fortsetzung der Aorta dorsalis dar und tritt in der Nähe der Hypophyse in den Hirnschädel ein. Sie gibt einen größeren Zweig, die A. orbitalis, ab, die nahe am Hyomandibulare vorbeizieht und den größten Teil der oberflächlichen Bauteile im Bereich des Kopfes und der Kiefer versorgt. (Ein aus der A. spiracularis zum Kopf verlaufendes Blutgefäß ist nicht dargestellt.) Bei vielen Tetrapoden (B) bleibt ein ähnliches Gefäßmuster erhalten. Die A. orbitalis wird gewöhnlich als A. stapedialis bezeichnet, da sie dicht am oder durch den Stapes (= Hyomandibulare) verläuft. Die kleine A. carotis externa, die an der Wurzel des Carotisbogen abgeht, wächst nach vorn aus und übernimmt bei den Säugetieren die Blutzufuhr für einen Teil (C) oder den gesamten Bereich (D), der ursprünglich von der A. stapedialis versorgt wurde. II, III zweiter und dritter Arterienbogen. In B–D modifizierte ventrale Aortenwurzel = A. carotis communis.

allgemein (und in geringerem Maße bei vielen anderen Formen) vergrößert und verlängert sie sich und wird zur A. carotis externa. Sie übernimmt die Versorgung der Unterkieferregion, häufig auch des Oberkiefers. Bei vielen Formen (so auch beim Menschen) versorgt sie das Gesicht, so daß die A. stapedialis verloren geht. Der Vorgang ist vergleichbar der „Stromräuberei“, wo ein Flußsystem die Quellflüsse eines anderen anzapft.

Blutversorgung des Rumpfes und der Extremitäten

Bei jedem Wirbeltier erfolgt die Blutzufuhr zu Rumpf, Schwanz und Extremitäten über die Äste der Aorta dorsalis (Abb. 327, S. 409; 329, S. 410; 336). Sie kann in ihrem vorderen Abschnitt (Kiemendarmbereich) paarig sein. Im Rumpf bildet sie ein einziges, medianes Gefäß, das ventral der Wirbelsäule und dorsal der Mesenterialwurzel liegt, und sich am hinteren Körperende in die A. caudalis fortsetzt. Die Äste der Aorta lassen sich in drei Gruppen einteilen: (1) unpaare, ventrale Äste, die in den Mesenterien abwärts zum Darm und seinen Derivaten (Leber, Pancreas) verlaufen; (2) paarige ventrolaterale Zweige zum Urogenitalsystem und (3) paarige laterale Äste zur Leibeswand (hauptsächlich zur Muskulatur und zur Haut).

Die ventralen – „splanchnischen“ – Gefäße sind beim Embryo zahlreich, beim adulten Wirbeltier gewöhnlich auf wenige Hauptstämme konzentriert, darunter eine *A. coeliaca* zu Magen und Leber und im allgemeinen zwei *Aa. mesentericae* zum Darm. Kurze laterale – „viszerale“ – Zweige der Aorta ziehen zu Nieren und Gonaden. Längere Aortenäste zum „äußeren Rohr“ des Körpers waren ursprünglich segmental – eigentlich intersegmental gelegen – angeordnet und bleiben es im wesentlichen bei vielen niederen Vertebraten. Bei evoluierten Gruppen können jedoch die Segmentalarterien durch dorsale und ventrale Längsanastomosen verbunden werden. Daraus resultiert schließlich eine Verminderung der Zahl der aus der Aorta entspringenden Gefäße, so daß verhältnismäßig wenige große Arterien übrigbleiben, die jeweils ein relativ großes Gebiet der dorsalen und der ventralen Leibeswand versorgen.

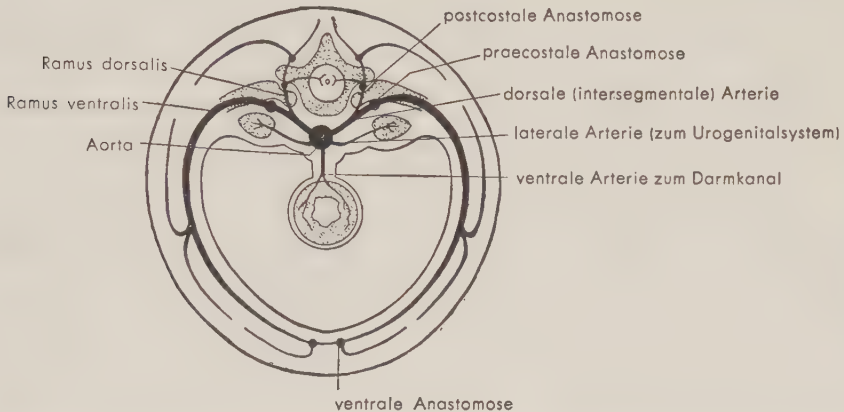


Abb. 336. Darstellung eines Gefäßsegmentes der Aorta bei einem höheren Vertebraten (schematischer Querschnitt durch die Rumpfregeion). Unpaare, ventrale Zweige der Aorta verlaufen in den Mesenterien zum Darmrohr und seinen Derivaten; dorsale, paarige, intersegmentale Arterien treten zur Leibeswand (der R. ventralis dieser Segmentalarterien zwischen den Myomeren bzw. in den Intercosträumen, den Rippen anliegend); in verschiedenen Körperabschnitten können Längsanastomosen ausgebildet werden, welche die Segmentalarterien verbinden. Laterale, paarige Äste der Aorta ziehen zum Urogenitalsystem. (Aus AREY)

In der Embryonalentwicklung wird die paarige Flosse oder Gliedmaße durch ein Netzwerk kleiner Arterien versorgt, die sich aus Segmentalarterien benachbarter Regionen der Leibeswand abzweigen (Abb. 351, S. 433). Während der Ontogenese gewinnt das eine oder andere Gefäß die Vorherrschaft und bildet das Hauptgefäß, das von der Aorta zur Extremität führt. **Die Arterie der Vordergliedmaße wird im Bereich des Schultergürtels meist mit dem bei den Säugetieren gebräuchlichen Terminus *A. subclavia* benannt.** Die distal folgenden Abschnitte des gleichen Gefäßstammes haben in den einzelnen Regionen verschiedene Bezeichnungen, von denen hier die *A. axillaris* und die *A. brachialis* erwähnt seien. Die *A. subclavia* kann von der unpaaren dorsalen Aorta abgehen (Salamander, Abb. 328, S. 410), vom paarigen Aortenbogen entspringen (Frösche) oder aus dem absteigenden Teil der rechten Aortenwurzel ihren Ursprung nehmen (Mehrzahl der Reptilien). Bei adulten Schildkröten, Krokodilen (Abb. 332 D, S. 414) und Vögeln besitzt die *A. subclavia* (sekundär) einen gemeinsamen Stamm mit den Carotiden, erhält also ihr Blut aus dem Stromgebiet der 3. Kiemenbogenarterie. Bei Säugetieren bleibt von der rechten 4. Kiemenbogenarterie (vom rechten Aortenbogen) nur das Wurzelstück erhalten (Abb.

332 B) und bildet den Anfangsteil der *A. subclavia dextra* (Abb. 333, S. 414). Der primitive Gefäßstamm der freien Hinterextremität ist die *A. ischiadica*, die aus der *A. iliaca interna* hervorgeht und dorsal aus dem Becken austritt. Bei den Säugern wird sie jedoch proximal durch einen ventralen Arterienstamm ersetzt, die *A. femoralis*, der Fortsetzung der *A. iliaca externa*. Die *A. femoralis* verbindet sich mit dem erhalten gebliebenen distalen Gefäßabschnitt der *A. ischiadica*, der *A. poplitea*, die das Blut in die *A. peronea* am Unterschenkel leitet. Ergänzt wird das Arteriensystem des Unterschenkels durch die *Aa. tibiales*.

Venensystem

Die Venen – die das Blut aus den Kapillaren zum Herzen zurückführen – haben eine komplizierte und variable Anordnung. Sie lassen sich jedoch nach ihrer Genese unschwer einigen wenigen Venensystemen zuordnen. Von diesem Gesichtspunkt aus können wir unterscheiden (Abb. 337):

- (1) ein *subintestinales System*, das beim Embryo das Blut ventral vom Darm herwärts leitet und beim adulten Tier in ein *Leberpfortadersystem* (vom Darm zur Leber) und die *Lebervenen* (von der Leber zum Herzen) geteilt ist;
- (2) Venen, die dorsal von Coelom oder Darm gelegen sind und das Blut aus dem dorsalen Teil des Körpers und vom Kopf (und im allgemeinen auch von den paarigen Gliedmaßen) dem Herzen zuführen. Sie umfassen die *Cardinalvenen* bzw. die an ihre Stelle tretenden *Vv. cavae* und ihre Zuflüsse;
- (3) eine relativ kleine Gruppe, die *Abdominalvene* (oder *-venen*), leitet bei den meisten Klassen das Blut aus dem ventralen Teil der Körperwand ab;
- (4) bei lungenbesitzenden Formen die *Vv. pulmonales*, die das Blut von der Lunge zum Herzen zurückführen.

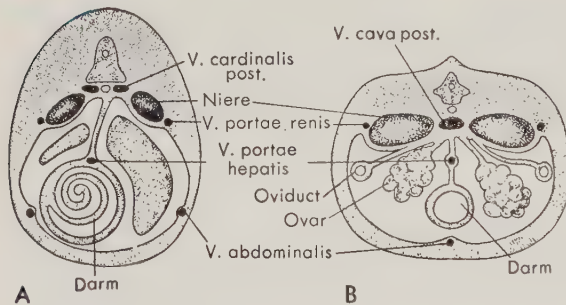


Abb. 337. Lage der Hauptvenenstämme bei einem Hai (A) und einem Schwanzlurch (B) in einem Querschnitt durch die Bauchregion. Die *V. portae renis* liegt gewöhnlich dorsal (statt wie hier eingezeichnet lateral) von der Niere.

Der Abfluß des Blutes aus dem Darmtrakt und den Lungen erfolgt über das erste und vierte dieser vier Venensysteme. Sie bilden im wesentlichen das Venensystem der Eingeweide (*viscerales System*). Die zweite und die dritte Komponente versorgen dagegen hauptsächlich die Leibeshöhle und die Körperanhänge (*somatisches Venensystem*), obwohl die dritte bei den Tetrapoden auch viscerale Venen aufnimmt.

Leberpfortadersystem und Lebervenen

Das *Leberpfortadersystem* (Abb. 327, S. 409; 329, S. 410), das bei allen Wirbeltieren (und selbst bei *Amphioxus* – s. Abb. 326, S. 408) ausgebildet wird, besteht aus Venen, die das Blut aus dem Darm sammeln und zu den Sinusoiden der Leber transportieren. Es ist funktionell von größter Bedeutung, da es der Leber grundsätzlich die Möglich-

keit gibt, alle durch die Darmkapillaren aufgenommenen Nährstoffe zu speichern oder umzuformen.

Hinter den Lebersinusoiden wird das aus dem Darm kommende Blut in einer oder mehreren *Lebervenen* wieder gesammelt. Bei den meisten Fischen geschieht dies durch eine große *V. hepatica*, die sich unmittelbar ins Herz (Sinus venosus) entleert. Bei den Sarcopterygiern und den Tetrapoden jedoch finden wir (s. S. 422), daß der herznahe Anteil der Lebervene in die *V. cava posterior* einbezogen wurde. Infolgedessen ist bei diesen Formen der Terminus „*Vena hepatica*“ auf das Gefäß oder die Gefäße beschränkt, die aus der Leber in den mündungsnahen Abschnitt der *V. cava posterior* führen.

Im allgemeinen treten bei Formen mit mesolecithalen Eiern als erste Blutgefäße des Embryos paarige Venen auf, die sich an der Ventralfläche des Darmrohres bilden und zu einem einzigen ventral nach vorn verlaufenden Kanal verschmelzen, der *V. subintestinalis* (Abb. 352, S. 434). Am vorderen Ende dieses Gefäßrohres entwickeln sich das Herz und die Aorta ventralis, Abschnitte des Gefäßsystems, mit denen wir uns an dieser Stelle nicht befassen wollen. Aus dem caudalen Teil der Gefäßanlage gehen die Lebervenen und die Leberpfortader hervor. Eine gewisse Zeit strömt während der frühen Ontogenese das Blut ohne Unterbrechung vom Darm zum Herzen. Sehr bald jedoch wächst die Leber vom Darm nach ventral aus. Die Epithelsprossen der Leberanlage schieben sich zwischen die plexusartig angeordneten Gefäßstränge der Subintestinalvene ein, die sich immer stärker aufzweigen und schließlich die weiten Kapillaren (Sinusoide) der Leber bilden. Die *V. subintestinalis* wird somit in zwei Abschnitte zerlegt, in das vom Darm zur Leber führende Pfortadersystem und in die das Blut aus der Leber ableitende(n) Lebervene(n) (Abb. 354, S. 436). Bei dotterreichen Formen (wie Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln) erfolgt die Bildung des Darmvenensystems in grundsätzlich gleicher Weise. Nur treten an die Stelle der *V. subintestinalis* – wie wir in einem späteren Abschnitt sehen werden – die *Dottervenen* (*Vv. vitellinae*), die das Nährmaterial aus dem Dottersack aufnehmen. Bei typischen Fischen schreitet die Entwicklung nicht wesentlich weiter fort. Bei den Embryonen der Lungenfische und der höheren Vertebraten verläuft ein Zweig der *V. hepatica* nach dorsal längs der Mesenterien, verbindet sich mit dem Cardinalvenensystem und bildet den Vorderteil der *V. cava posterior* (S. 422). Die *V. portae hepatis* bleibt ein großes und wichtiges Gefäß, welches das Blut nicht nur vom Darm, sondern ebenso von Magen, Pancreas und Milz zur Weiterleitung an die Leber sammelt. (Außerdem erhält die Leber sauerstoffreiches Blut durch eine *A. hepatica*.)

Dorsale Venen = Cardinalvenen und Venae cavae

Der Abfluß des Blutes vom „äußeren Rohr“ des Körpers erfolgt hauptsächlich durch wichtige Längsgefäße, die dorsal von Darm und Mesenterium liegen. Bei niederen Vertebraten sind dies die *Cardinalvenen*; bei höheren Formen kommt es zu bedeutsamen Umänderungen des Cardinalvenensystems. Die Umgestaltungen, die sich bereits bei den Dipnoi abzuzeichnen beginnen (Abb. 342 B), führen zur Entwicklung einer *V. cava posterior*, die von den Anuren ab die hinteren *Cardinalvenen* zunehmend ersetzt.

Bei jedem Wirbeltierembryo (und ebenso bei Amphioxus) treten in einem frühen Stadium in der dorsalen Leibeswand, jederseits der Mittellinie, paarige Venen auf, die primitiven *Cardinalvenen* (Abb. 353, S. 435). Die hinteren *Cardinalvenen* verlaufen längs des Rumpfes an jeder Seite der dorsalen Aorta in der Körperwand bis in die Höhe des Herzens. Die paarigen vorderen *Cardinalvenen* beginnen als Kopfvenen an jeder Seite des sich entwickelnden Hirnschädels, ziehen oberhalb der Kiemenspalten bzw. in der dorsalen Halsregion caudalwärts und vereinigen sich mit den *Vv. cardinales post.* jederseits zum *Ductus Cuvieri* (= *V. cardinalis communis*), der in den

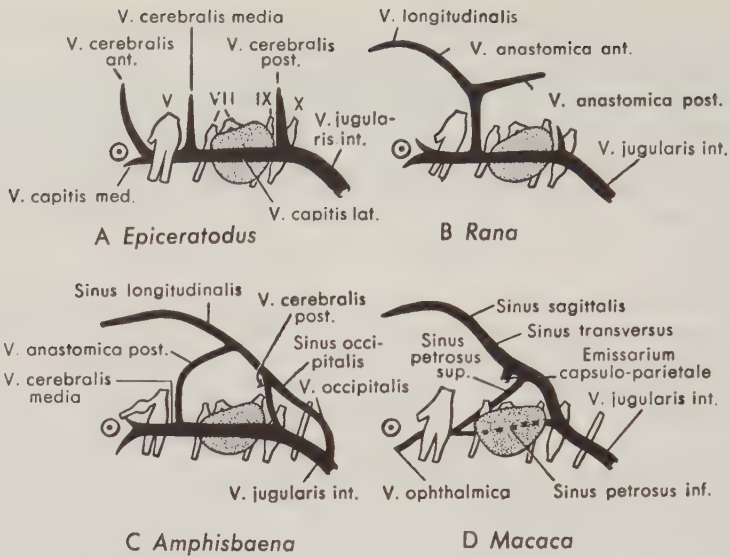


Abb. 338. Phylogenetische Entwicklung des Kopfvenensystems (linke Kopfseite). A Australischer Lungenfisch; B Frosch; C Eidechse; D Säuger (Makak). Die Hirnnervenwurzeln sind mit römischen Ziffern bezeichnet, die Lage des Auges ist durch einen Kreis mit Punkt markiert, die Ohrkapsel punktiert. Bei niederen Vertebraten erfolgt der Blutabfluß hauptsächlich über die V. capitis lateralis, die in der Orbitalregion entsteht, dorsalwärts zieht und zur V. cardinalis ant. wird. Ursprünglich erhält sie nacheinander mehrere Zuflüsse aus dem Schädelinnern. Im Hirnschädel entwickelt sich eine Reihe von Venensinus; die V. capitis lat. wird bei den Säugern (während der Ontogenese) aufgegeben, die Orbitalregion an das Sinussystem angeschlossen und das gesamte Blut aus dem Schädelinnern über die V. jugularis interna (bei einigen Mammaliern auch oder vorwiegend über die V. jugularis externa) abgeleitet. (Nach VAN GELDEREN)

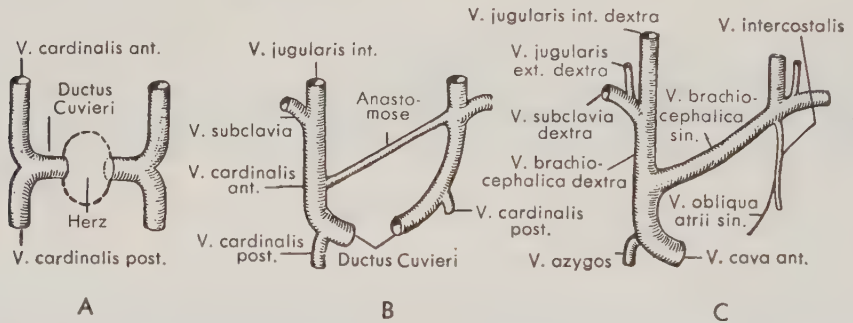


Abb. 339. Entwicklung der Anastomose zwischen den beiden vorderen Cardinalvenen und Reduktion der linken V. cava anterior beim Menschen und einigen anderen Säugern (u. a. Carnivoren und Primaten). Eine V. intercostalis und eine kleine V. obliqua atrii sinistri in der Wand des linken Vorhofs sind die einzigen Reste, die bei diesen Formen unterhalb der Anastomose von der ursprünglichen linken vorderen Cardinalvene erhalten bleiben. (Aus AREY)

Sinus venosus des Herzens eintritt. Dieses charakteristische Cardinalissystem bleibt im adulten Stadium der meisten Fische erhalten (Abb. 327, S. 409). Wir können die weitere phyletische Entwicklung seines vorderen und seines hinteren Anteils getrennt besprechen.

Bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme der Säuger beginnt der Hauptstamm jeder

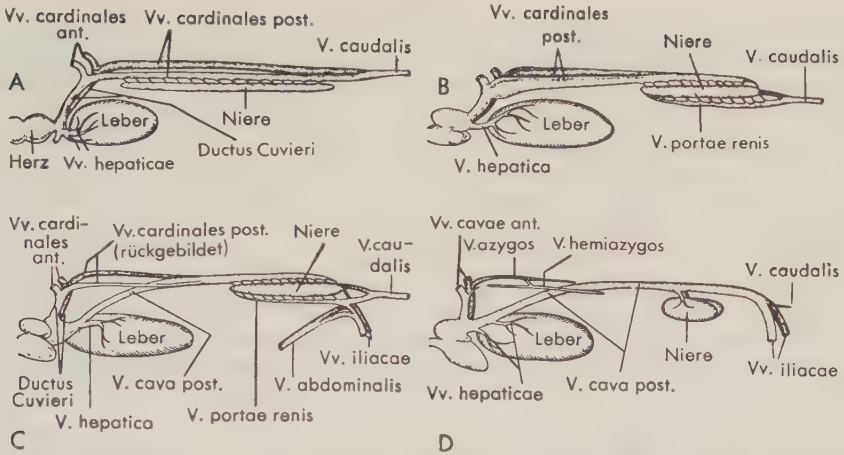


Abb. 340. Stammesgeschichtliche Entwicklung der hinteren Cardinalvenen und der V. cava posterior (schematische Darstellung in der Ansicht von links, Venen der rechten Seite dunkler schattiert). A Ammocoetes (Petromyzon-Larve); B typischer Zustand bei Fischen; C Lungenfische oder primitive Tetrapoden; eine Verkürzung des Weges zum Herzen wird dadurch erreicht, daß ein Teil des Lebervenensystems für den Aufbau der V. cava post. genutzt wird; D Säuger; das renale Pfortadersystem ist aufgegeben, die Vv. cardinales posteriores (die nach dieser Deutung die Vv. azygos bzw. hemiazygos bilden) sind von der V. cava posterior getrennt.

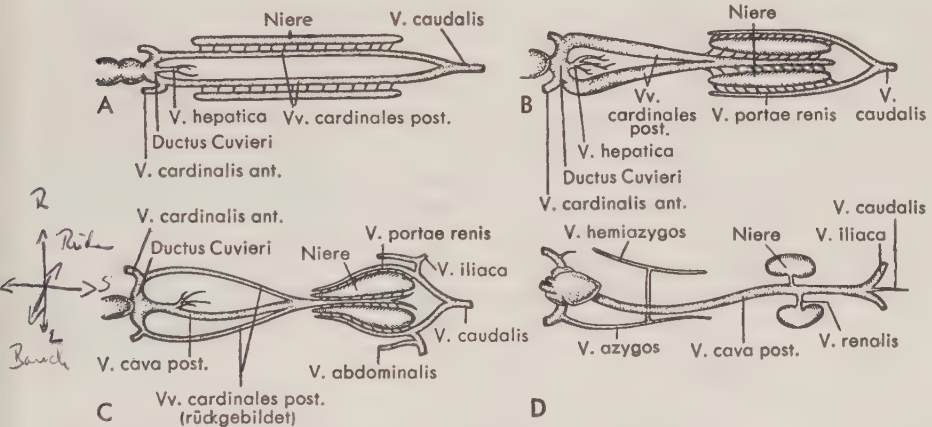


Abb. 341. Phylogenetische Entwicklung der hinteren Cardinalvenen und der V. cava posterior (schematische Darstellung in der Ansicht von ventral). A–D wie Abb. 340.

vorderen Cardinalvene als *V. capitis lateralis* (Abb. 338 A–C), die in der Ontogenese jeweils eine *V. capitis media* abgelöst hat, jederseits tief in der Orbita. Sie erhält Zuflüsse aus dem Bereich des Gesichtes und aus dem Gehirn. Das Gefäß zieht hinter der Ohrregion zum Hinterhaupt und von hier als *V. cardinalis anterior* bei typischen Fischen caudalwärts zur *V. cardinalis communis*. In seinem Verlauf nimmt es die Venen aus den Brustflossen auf. Bei Lungenfischen und Tetrapoden werden (s. S. 422) die hinteren Cardinalvenen so abgeändert und rückgebildet, daß die *V. cardinalis communis* lediglich eine Fortsetzung der vorderen Cardinalvene darstellt. Sie wird durch diese Modifikation der *V. cava anterior* der Säuger ähnlich und häufig auch als solche bezeichnet.

Bei den Mammalia (und – bis zu einem gewissen Grad – bei Krokodilen und Vögeln) ist eine wichtige Veränderung im Venensystem des Kopfes eingetreten (Abb. 338 D). In dem perineuralen Mesenchym der vergrößerten Schädelhöhle hat sich ein System venöser Blutleiter, die *Sinus durae matris*, ausgebildet. Äußere Venen gewinnen vielfach Anschluß an diese Sinus. Die embryonale *V. capitis lateralis* wird ersetzt durch die *V. jugularis interna*, die aus dem Sinus sigmoideus hervorgeht und durch das Foramen jugulare austritt. (Bei einigen Säugergruppen hat die *V. jugularis externa* eine Verbindung mit den Sinus durae matris aufgenommen und leitet das Blut ganz oder teilweise aus dem Gehirn ab.) Die *V. jugularis externa* nimmt Blut aus dem extrakraniellen Bereich des Kopfes auf und mündet in die *V. jugularis interna* ein. Durch die Vereinigung der *V. jugularis int.* mit der Vene der vorderen Extremität, der *V. subclavia*, entsteht jederseits die *V. cava anterior*. Trotz des geänderten Namens ist leicht erkennbar, daß *V. jugularis interna* und *V. cava anterior* der vorderen Cardinalvene (plus Ductus Cuvieri) der niederen Vertebraten entsprechen. Bei vielen Säugern (u. a. auch beim Menschen) tritt eine Anastomose zwischen den beiden vorderen Hohlvenen auf, durch die das Blut der *V. jugularis int.* und der *V. subclavia* der linken Seite ganz oder teilweise in die rechte *V. cava ant.* hinübergeleitet wird (Abb. 339). Bei einer Reihe von Säugern wird die linke vordere Hohlvene (bis auf die *V. obliqua atrii sin.*) rückgebildet. Bei den Vögeln ist die rechte *V. cava anterior* meist wesentlich stärker.

Die Stammesgeschichte der *V. cardinalis posterior* ist viel komplizierter (Abb. 340; 341). Sie beginnt mit einem Paar einfacher Gefäße in der dorsalen Rumpfwand, die das Blut über die *V. cardinalis communis* zum Herzen ableiten. Sie endet bei den Säugetieren, wo das Blut aus der gleichen Region durch ein einziges, auf komplizierte Weise entstandenes Gefäß, die *V. cava posterior* (= inferior), dem Herzen zugeführt wird. Dazwischen liegt eine ganze Reihe von Entwicklungsstufen.

Bei den Cyclostomen sind die hinteren Cardinalvenen einfache, paarige Gefäße, die Blut aus der Schwanzregion, den Nieren, Gonaden und den dorsalen Teilen der Körpermuskulatur aufnehmen und ohne Unterbrechung nach vorn zu den Ductus Cuvieri (Vv. cardinales communes) weiterleiten. Bei den haiähnlichen Fischen entwickelt sich jedoch ein *Nierenpfortadersystem*, das bis zur Stufe der Reptilien persistiert. Das Blut aus dem hinteren Rumpfbereich und der Schwanzregion strömt nun nicht mehr unmittelbar durch die ursprünglichen Cardinalvenen nach vorn, sondern wird durch ein *Kapillarnetz*, das die *Nierentubuli* umgibt (aber nicht die *Glomeruli* speist), hindurchgeleitet, ehe es in den Vv. cardinales posteriores weiter herzwärts fließt.

Bei den Sarcopterygii leitet, wie wir am Beispiel der Lungenfische sehen, eine zweite progressive Veränderung die Entwicklung einer *V. cava posterior* ein. Wie oben erwähnt, zieht ein Zweig der Vv. hepaticae dorsal der Leber in einer Mesenterialfalte caudalwärts zur dorsalen Rumpfwand und kommuniziert mit der rechten *V. cardinalis post.* Ist diese Verbindung einmal hergestellt, so kann das Blut dieser Cardinalvene die neue, kürzere Strombahn zum Herzen benutzen. Da hier Querverbindungen zwischen den beiden Cardinalvenen bestehen, nimmt auch Blut der linken hinteren Cardinalvene diesen Weg zum Herzen. Die alten Gefäßkanäle werden bei Fröschen und allen höheren Tetrapoden aufgegeben (es bleiben nur variable Stümpfe, die *Vv. azygos*), und der neue Hauptstamm von der Nierenregion zum Herzen kann als eigentliche *V. cava posterior* bezeichnet werden. (Nach einer anderen, gut begründeten Anschauung verbindet sich der Zweig der *V. hepatica* mit der rechten der beiden *Subcardinalvenen*, die das Blut aus den afferenten Gefäßen der Urnieren ableiten und durch eine Queranastomose miteinander in Verbindung stehen. Die *V. azygos* geht nach dieser Darstellung aus der *V. supracardinalis* hervor. Die Vv. cardinales werden weitgehend rückgebildet. Sie bleiben nur als das caudale Segment der *V. cava post.* erhalten.)

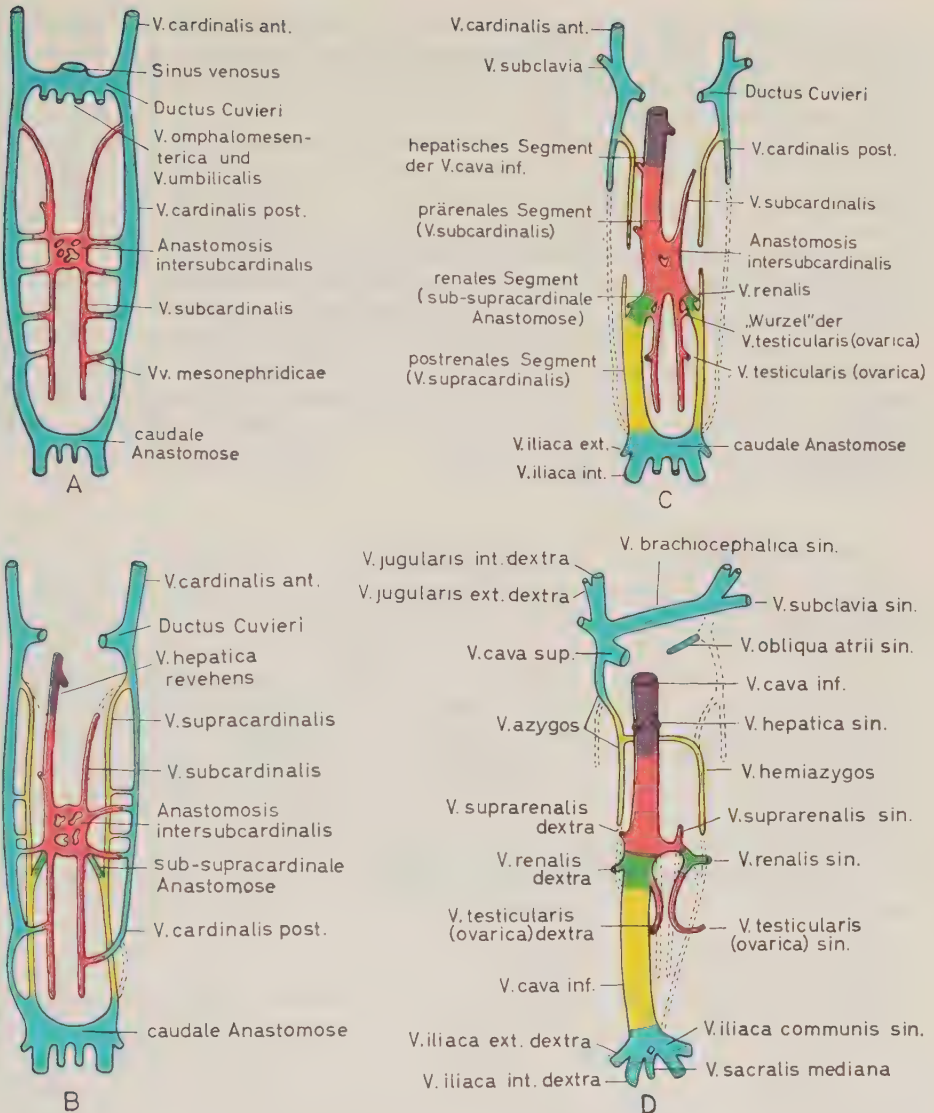


Abb. 342. Entwicklung der V. cava inferior des Menschen. Die Ontogenese wiederholt nur in großen Zügen die phylogenetische Entwicklung dieser Vene. Die ursprünglichen Cardinalvenen sind blau gezeichnet. Sehr früh entwickeln sich die subcardinalen Venen (Abb. A, rot). Sie leiten das Blut aus den Urnieren ab. Ihre phylogenetischen Vorläufer finden wir bei den Haien, nachdem ein Nierenpfortadersystem ausgebildet wurde. In der Entwicklungsstufe B sind die Subcardinalvenen, die durch Queranastomosen verbunden werden, an das Lebervenensystem angeschlossen (violett gezeichneter Gefäßabschnitt), wie dies auch bei den Lungenfischen der Fall ist. Die Supracardinalvenen (gelb), die als drittes embryonales Längsvenensystem entstehen, haben in der Phylogenese keine direkt vergleichbaren Vorgänger. Durch eine sub-supracardinale Anastomose (grün) kann das Blut bei den Amnioten die Niere umgehen, und das Pfortadersystem der Nieren wird ausgeschaltet (C). Die definitive V. cava inferior (= posterior) des Menschen umfaßt, wie Abb. D zeigt, Teilstücke aller drei zuvor ausgebildeten Längsvenensysteme. (Die Angaben über den Aufbau der V. cava inf. sind allerdings noch nicht ganz einheitlich Nach GRÜNWARD beteiligt sich die V. supracardinalis nicht daran, sondern bildet nur die V. azygos bzw. hemiazygos.) (Aus AREY, nach McCURE und BUTLER)

Bei den Tetrapoden wird das renale Pfortadersystem zunehmend reduziert. Zeichen der Rückbildung treten selbst bei den Amphibien auf, deutlicher sind sie bei den Reptilien. Bei den Vögeln ist es in großem Maße aufgegeben, und bei den Säugern fehlt es vollständig. Mit dem Verlust der Nierenpfortader hat die V. cava post. eine dritte Entwicklungsstufe erreicht. Das Blut strömt nunmehr direkt vom Hinterende des Körpers an den Nieren vorbei nach vorn. Das ganze Gefäßrohr, das längs des Rumpfes zum Herzen zieht, wird zur definitiven V. cava posterior. Diese große, unpaare Vene hat bei adulten Säugern scheinbar einen einfachen Aufbau. Doch täuscht dieser Eindruck. Wie wir gesehen haben, zeigt die Stammesgeschichte, daß sie aus Teilen der hinteren alten Cardinalvenen und den sie ersetzenden Gefäßen sowie einem erweiterten Abschnitt des Lebervenensystems besteht. In der Ontogenese der Säuger wiederholt sich die stammesgeschichtliche Entwicklung in subtiler (wenn auch etwas abgeänderter) Weise, wie uns Abb. 342 zeigt. Die Besonderheiten der Ontogenese der V. cava posterior, soweit sie nicht die stammesgeschichtliche Entwicklung dieses Gefäßes widerspiegeln, ergeben sich wahrscheinlich aus der Notwendigkeit, daß auch während der Umbauvorgänge die Ableitung des Venenblutes aus dem hinteren Körperabschnitt gesichert sein muß.

Abdominalvenen

Bei den Chondrichthyes verlaufen kleine, paarige Abdominalvenen jederseits in der ventrolateralen Bauchwand nach vorn und führen das Blut aus der seitlichen und vorderen Rumpfwand (ventrolaterale Rumpfmuskulatur) und den Körperanhängen ab (Abb. 327, S. 409; 337 A, S. 418). Sie fehlen bei den Actinopterygiern. Bei den Lungenfischen finden wir statt der paarigen Gefäße eine mediane V. *abdominalis*. Sie persistiert bei Amphibien und Reptilien, doch vereinigt sie sich – statt unmittelbar in den Sinus venosus des Herzens einzumünden – mit der Leberpfortader (Abb. 328, S. 410; 337 B). Das Gebiet, aus dem die Abdominalvenen das Blut ableiten, ist bei manchen Formen ausgedehnt und schließt die Hintergliedmaßen und den Schwanz ein. Die Vene fehlt bei adulten Vögeln und Säugern. Sie spielt hier jedoch eine bedeutungsvolle Rolle während der Embryonalentwicklung, wo sie durch die wichtigen Umbilicalvenen repräsentiert wird (s. S. 435).

Extremitätenvenen

Bei den Tetrapoden fließt das Blut der Vorder- und der Hintergliedmaßen über große Gefäße ab, Vv. *subclaviae* und Vv. *iliacae*. Die Vene der vorderen Extremität tritt in die V. cardinalis anterior ein oder vereinigt sich mit der V. jugularis interna zur V. cava anterior. Die V. iliaca verbindet sich bei den niederen Tetrapoden ziemlich variabel mit der Abdominalvene oder dem Nierenpfortadersystem oder beiden. Bei den Säugern sind die beiden Vv. *iliacae* die Hauptvenenstämme, die sich zur V. cava posterior vereinigen. Viele kleinere Venen mit variablen Verbindungen leiten das Blut aus den paarigen Flossen der Fische ab.

Lungenvenen

Lungenvenen fehlen natürlich bei den meisten rezenten Fischen, die ja auch keine Lungen besitzen. Bei dem Actinopterygier *Polypterus*, bei dem eine funktionstüchtige Lunge vorhanden ist, münden die Lungenvenen in die V. hepatica. Ihr Blut mischt sich also mit dem Körperblut. Auf ähnliche Weise wird bei den Teleosteen das Blut aus der Schwimmblase abgeleitet.

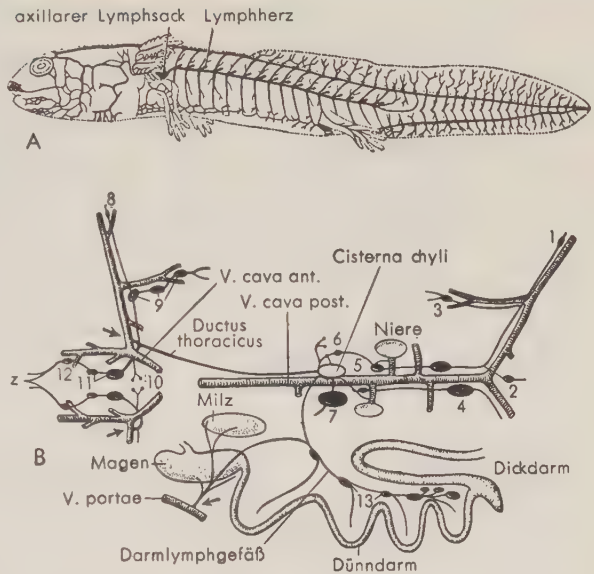
Bei den Lungenfischen ziehen die Lungenvenen am Sinus venosus vorbei und münden direkt in das Atrium ein. Diese getrennte Zuleitung des sauerstoffreichen

Blutes von den Lungen zum Herzen bleibt bei allen Tetrapoden bestehen. Der Eintritt der Lungenvenen in diesen Herzabschnitt ist eine Hauptursache für die Unterteilung des Vorhofs und schließlich für die Gliederung des gesamten Herzens in zwei getrennte Hälften.

Lymphgefäß-System

Bei den meisten, wenn nicht allen Wirbeltieren finden wir in Ergänzung des Venensystems eine zweite Gruppe von Gefäßen, die Flüssigkeit aus dem Gewebe zum Herzen zurückführen – das **Lymphgefäßsystem**. Wenngleich es in manchen Funktionen (und oft auch im Verlauf) mit dem Venensystem übereinstimmt, so unterscheiden sich die Lymphbahnen in wichtigen Punkten. Ein grundsätzlicher Unterschied besteht darin, daß die Lymphgefäße auf keinerlei Weise mit den Arterien verbunden sind. Sie gehen aus Kapillaren hervor, die jedoch blind beginnen (Abb. 325, S. 407). Die Flüssigkeit in den Lymphgefäßen steht somit nicht unter einem von einer Pumpe vermittelten

Abb. 343. A Oberflächliche Lymphgefäße eines Salamanders (in der Ansicht von lateral). Dorsale, laterale und ventrale längsverlaufende Lymphbahnen. In dem lateralen Lymphstrang ist eine Reihe von Lymphherzen ausgebildet. Die Lymphe aus diesem Lymphgefäß tritt über den axillaren Lymphsack in das Venensystem ein, die Lymphe aus der ventralen Lymphbahn über den Saccus inguinalis; B tiefes Lymphgefäßsystem der Ratte (vorderes Körperende links). Lymphgefäße: schwarz; benachbarte Venen: schraffiert. Die Ziffern bezeichnen Lymphknotenregionen in folgenden Körperregionen: 1 Knie; 2 Schwanz; 3 Leistenregion; 4 Lendenbereich; 5 Nierengegend; 6 Umgegend der Cisterna chyli; 7 Darm; 8 Ellenbeuge; 9 Axilla; 10 Thorax; 11 Hals; 12 Unterkiefer; 13 Mesenterium. z = Lymphgefäßplexus im Bereich der Zunge und der Lippen. Die Pfeile weisen auf die Eintrittsstellen der Lymphe in die Gefäßbahn hin (V. subclavia, nahe der Einmündung der V. jugularis interna und V. portae). (A nach HOYER und UDZIELA; B nach JOB)



Druck. Der Lymphstrom ist im allgemeinen träge. Die **Lymphe** diffundiert aus der Gewebsflüssigkeit in die Lymphgefäße. Sie weist deshalb bis zu einem gewissen Grade eine ähnliche Zusammensetzung auf wie die Gewebsflüssigkeit und auch (abgesehen von dem geringeren Eiweißgehalt) wie das Blutplasma. Weiße Blutkörperchen können durch amöboide Bewegung in die Lymphgefäße eintreten, dagegen enthält die Lymphe keine Erythrozyten. In den Lymphknoten (und daher auch in den Lymphgefäßen) der Säuger werden reichlich Lymphozyten gefunden, doch fehlen diese Lymphonodi, wie erwähnt, fast vollständig bei anderen Wirbeltiergruppen (s. S. 402). Entsprechend dem geringen Druck, unter dem die Lymphe fließt, sind die Lymphgefäße sehr

dünnwandig, und selbst die größten unter ihnen sind schwer zu finden und zu präparieren, wenn sie nicht injiziert sind. Erweiterungen der Lymphbahnen bezeichnet man als *Lymphsinus*.

Im allgemeinen wird der Lymphstrom durch die Bewegungen des Körpers und seiner Organe aufrechterhalten. Bei Säugetieren und Vögeln besitzen die Lymphgefäße Klappen, die ein Zurückströmen der Lymphe verhindern. Bei den Amphibien wird die Lymphzirkulation durch die Ausbildung pulsierender *Lymphherzen* unterstützt – kleiner, zweikammeriger Gebilde, die gewöhnlich an der Einmündung der Lymphgefäße in die Venenstämme liegen. Bei den Gymnophiona können 100 oder

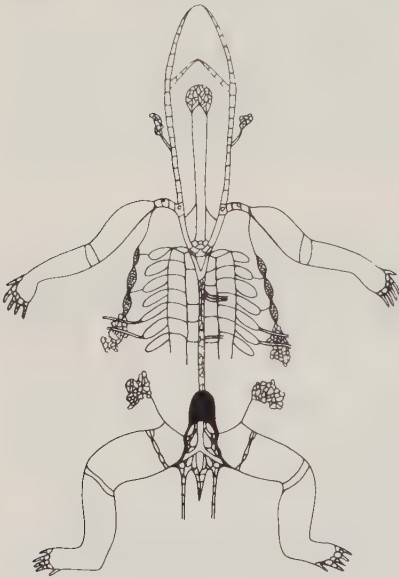


Abb. 344. Schematische Darstellung großer Lymphstämme im Rumpfbereich eines Krokodils. So kompliziert die Anordnung der Lymphgefäße zunächst auch erscheint, so einfach ist ihr Grundmuster. Bei den Krokodilen (und anderen Reptilien) umgeben Lymphgefäßnetze viele Blutgefäße (das in der Medianen dargestellte Netz z. B. die Aorta dorsalis), umhüllen Organe (z. B. im Halsbereich den Larynx), liegen in verschiedenen Organen und breiten sich in der Subcutis aus (in der Abb. im posterolateralen Rumpfabschnitt eingezeichnet). Chylusgefäße und andere wichtige Lymphbahnen sind nicht dargestellt. (Nach OTTAVIANI und TAZZI)

mehr paarige Lymphherzen vorhanden sein, sonst ist ihre Zahl gering. Ein Paar Lymphherzen am hinteren Körperende (in der Beckenregion) tritt bei Anuren und Urodelen besonders hervor und ist auch bei Reptilien und einigen Vögeln (u. a. beim Strauß) regelhaft nachweisbar. Die meisten Vögel und die Säugetiere sind dagegen nicht mit Lymphherzen ausgestattet.

Cyclostomen und Elasmobranchier besitzen eine Reihe dünnwandiger Sinusoide, die möglicherweise ein primitives Lymphgefäßsystem darstellen. Typische Lymphgefäße sind bei den Knochenfischen und den Tetrapoden – vor allem bei den Amphibien – ausgebildet (Abb. 343 A), bei den Amphibien bieten die ausgedehnten subcutanen Lymphbahnen (bei den Fröschen sind es große Lymphsäcke) einen Schutz gegen Austrocknung. Die besonders ausgeprägte Entwicklung der Lymphgefäße bei den Tetrapoden muß auf die Tatsache zurückgeführt werden, daß bei ihnen der Blutdruck in den Blutkapillaren höher ist als bei den Fischen. Die Lymphgefäße erweisen sich als ein spezielles Gefäßsystem mit niederem Druck für die Entwässerung der Gewebe.

Bei höheren Vertebraten sind Lymphgefäße in nahezu allen Organen ausgebildet. Sie fehlen nur im Nervensystem, der Leber, weitgehend in der Milz und vermutlich im Knochenmark. Besonders reich sind Lymphgefäße in der Darmwand entwickelt, von wo sie (über die Mesenterien) den größten Teil der resorbierten Fettsäuren in einer milchigen Flüssigkeit, dem *Chylus*, abtransportieren. Die Anordnung der Hauptstämme des Lymphgefäßsystems variiert von Gruppe zu Gruppe sehr stark (Abb.

343; 344), sie münden gewöhnlich in die Cardinalvenen oder in die Vv. cavae. Bei den höheren Tetrapoden fließt der größte Teil oder alle Lymphe nahe beim Herzen in die V. cava anterior ab (an einer Stelle des niedrigsten Druckes im Kreislaufsystem). Die Darmlymphgefäße ziehen gewöhnlich aufwärts zu einem längsverlaufenden *Ductus thoracicus*, der auch die Lymphstämme der hinteren Extremitäten aufnimmt. Er ist ursprünglich paarig (Fische, Reptilien, Vögel), wird jedoch bei einigen Fischen und Reptilien sowie allgemein bei den Säugetieren zu einem einzigen Gefäß reduziert, das mit einer Erweiterung, *Cisterna chyli*, beginnen kann.

Das Herz

Ein gut funktionierender Kreislauf bedarf einer leistungsfähigen, aus Muskelgewebe gebildeten Pumpe. *Amphioxus* besitzt eine ganze Reihe kleiner „Herzen“ entlang der Kiemenbogenarterien, und auch die ventrale Aorta kann sich kontrahieren. Bei den Schleimfischen ist ein zusätzliches „peripheres Herz“, ein Portalherz (im Verlauf der V. suprainestinalis), ausgebildet. Bei allen anderen Wirbeltieren ist das Herz jedoch ein einziges Organ, das ventral und ziemlich vorn im Rumpf gelegen ist. Es nimmt an seinem hinteren Ende das Venenblut aus allen Gebieten des Körpers auf und pumpt es nach vorn,

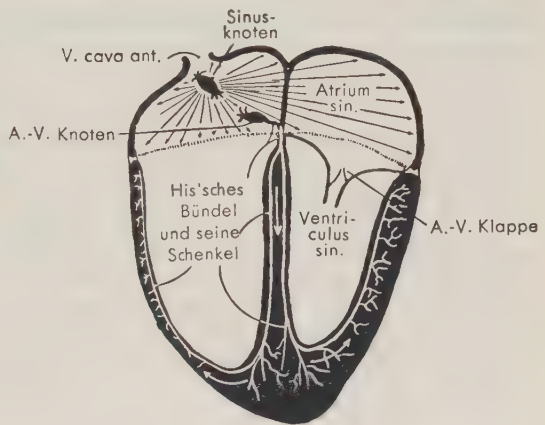


Abb. 345. Schematische Darstellung des Reizleitungssystems des Säugerherzens (Herz eröffnet, in der Ansicht von ventral). (Aus CARLSON and JOHNSON, *The Machinery of the Body*)

bei niederen Vertebraten zu den Kiemenbogenarterien und damit in die Kiemengefäße. Ursprünglich besteht das Wirbeltierherz aus hintereinander gelegenen Kammern, die von hinten nach vorn als Sinus venosus, Atrium, Ventriculus und Conus arteriosus bezeichnet werden. Bei höher entwickelten Gruppen verlieren erste und letzte Kammer ihre Selbständigkeit, während Atrium und Ventrikel einer Unterteilung in eine rechte und eine linke Hälfte zustreben.

Das Herz liegt frei in einem speziellen vorderen, ventralen Abschnitt des Coeloms, der Pericardhöhle, und ist nur an den Eintritts- und den Austrittsstellen der Gefäße fixiert (Abb. 347). Dadurch wird es in die Lage versetzt, seine Gestalt während der kraftvollen Pumpbewegungen zu verändern. Das Herz stellt letzten Endes eine Reihe von Erweiterungen des primären Hauptblutgefäßes dar. Es wird daher von einer dünnen Endothelschicht ausgekleidet, die sich in das Endothel der Gefäße fortsetzt und von einer dünnen Bindegewebsschicht unterlagert ist, *Endocard*. Diese innere Wandschicht des Herzens (primäre Gefäßwand) wird von dem hauptsächlich aus Herzmuskelgewebe gebildeten *Myocard* umschlossen, dem nach außen das *Epicard* (Epithel plus Bindegewebslage) aufliegt, wie dies ähnlich auch bei anderen im Coelom gelegenen Organen der Fall ist. Die Herzmuskulatur, eine besondere Form des quergestreiften Muskelgewebes, das aus der Splanchnopleura hervorgegangen ist, erscheint im Ventrikelbereich besonders kräftig und ist relativ schwach ausgebildet in

dem dünnwandigen Sinus venosus, der ersten der vier Herzkammern. Zwischen den einzelnen Herzabschnitten sowie an den Ein- und den Austrittsstellen der Gefäße liegen *Herzklappen*, die grundsätzlich den Venenklappen (und den Klappen der Lymphgefäße) ähneln, aber kräftiger und gewöhnlich komplizierter gebaut sind. Sie zwingen den Blutstrom in eine bestimmte Richtung. *Die Blutversorgung der Herzwand erfolgt durch kleine, aber außerordentlich bedeutsame Gefäße, die Aa. coronariae.*

Fasern des autonomen Nervensystems erreichen das Herz (am Sinus venosus oder am Atrium) und können seinen Schlagrhythmus beeinflussen. Das Herz ist jedoch im wesentlichen auf sich selbst gestellt, was sich auch darin zeigt, daß die Herzmuskulatur sich weiter kontrahiert, wenn das Herz in die Gewebekultur gebracht wird. Die Frequenz des Herzschlages variiert entsprechend den an den Kreislauf gestellten Anforderungen. Sie ist im allgemeinen bei großen Tieren geringer, bei Warmblütern höher als bei wechselwarmen Tieren. So beträgt die Zahl der Herzschläge beim Kabeljau etwa 20 pro Minute, beim Elefanten um 30, beim Menschen etwa 70, bei der Ratte um 350 und beim Kolibri 600 und mehr Schläge pro Minute. *Die Kontraktion verläuft von hinten nach vorn durch die vier Kammern des primitiven Herzens oder, bei den evoluierten Formen, von den Atrien (Vorhöfen) zu den Ventrikeln (den eigentlichen Herzkammern).* Die Kontraktion der Muskulatur der ersten Kammer (ursprünglich der Sinus venosus) führt – nacheinander – zu einer Erregung der Muskelfasern der folgenden Kammern.

Bei den Amnioten – speziell bei Vögeln und Säugern – entwickelt sich ein einzigartiges Erregungsleitungssystem (Reizleitungssystem), das *Sinuatrioventricular-system* (meist abgekürzt als *Atrioventricularsystem* bezeichnet) aus spezifischen Muskelfasern, die gewissermaßen ein „lokales Nervensystem“ darstellen (Abb. 345). Die von dem *Sinusknoten* in dem rechten der paarigen Vorhöfe ausgehende Erregung löst die Kontraktion der Vorhofmuskulatur aus. Hierdurch wird die Erregung auf einen weiteren Knoten, den *Atrioventricularknoten*, weitergeleitet, und der von ihm ausgehende Impuls wird über spezifische Faserbündel (*Hissches Bündel* und seine Schenkel) zu den Muskelzellen der Ventrikel weitergegeben.

Das primitive Wirbeltierherz

Das Herz der typischen Fische ist ein einfaches Rohr, das aus vier einander folgenden Kammern besteht. Das Herz eines Vogels oder eines Säugers hat ebenfalls vier

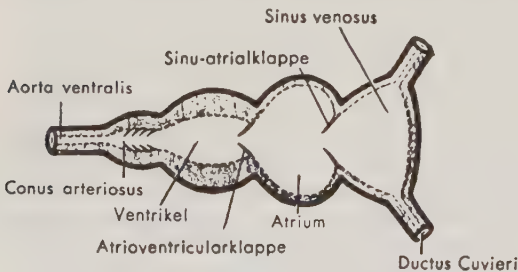


Abb. 346. Kammern des primitiven Wirbeltierherzens. (Nach IHLE)

ebenfalls vier Binnenräume, doch entsprechen diese Abteilungen nicht jenen des primitiven Wirbeltierherzens. Das Herz der Vögel und der Säuger stellt nämlich eine verdoppelte Pumpe dar, mit jeweils zwei getrennten Vorhöfen und Ventrikeln. Die großen Veränderungen, die sich in der phylogenetischen Entwicklung des Herzens ergeben haben, gehen mit dem Wechsel von der Kiemenatmung zur Lungenatmung einher.

Bei den primitiven Vertebratenherzen (Abb. 346; 347 A) liegen hintereinander: (1) der *Sinus venosus*, ein dünnwandiger Sack, in den das Blut aus den Cardinalvenen und der (oder den) Leberve-

ne(n) eintritt; (2) das *Atrium*³⁷, das noch verhältnismäßig dünnwandig und dehnbar ist; (3) der *Ventrikel*, der dickwandige, zu kräftiger Kontraktion fähige Hauptabschnitt des Herzens; (4) der *Conus arteriosus*, ein enges, aber kräftiges Rohr, das sich in die *Aorta ventralis* fortsetzt und häufig mit verschiedenen Klappeneinrichtungen ausgestattet ist. Diese vier Kammern sind bei den Embryonen niedriger Vertebraten zunächst in einem ziemlich gestreckten Herzschlauch hintereinander von hinten nach vorn angeordnet. Während der Ontogenese wächst jedoch das Herzrohr, dessen venöses und arterielles Ende fixiert ist, stärker als die Umgebung und bildet eine S-förmige Schleife, deren Scheitel nach ventrocaudal gerichtet ist (Abb. 347 B–D). Als Folge davon liegen selbst bei den Fischen die „hinteren“ Abteilungen dorsal – oder sogar cranialwärts von den „vorderen“. Dies erschwert die bildliche Darstellung der Herzkonstruktion, und das Herz wird deshalb oft so abgebildet (wie auch in Abb. 332, S. 414), als sei es in seine frühembryonale Form mit hintereinander gelegenen Abschnitten „ausgezogen“.

Entwicklung des „Doppelherzens“

Der oben beschriebene primitive Typ des Herzens ist bei den meisten Fischen ausgebildet. Bei den Lungenfischen jedoch und noch ausgeprägter bei den Amphibien tritt mit der Ablösung der Kiemen durch die Lungen als Atmungsorgane eine große Komplikation auf. Das Herz erhält nunmehr zweierlei Blut: „verbrauchtes“, sauerstoffarmes Blut aus dem Körper und „frisches“, sauerstoffreiches Blut aus den Lungen. Die beiden Blutströme sollten an sich soweit wie möglich getrennt bleiben und durch getrennte Aortenstämme zwei verschiedenen Bestimmungsorten zugeleitet werden – reduziertes Blut zu den Lungen, frisches Blut zu den Organen des Körpers. Wie sollen jedoch beide in einer einläufigen Pumpe getrennt gehalten werden?

Eine vollkommene Lösung dieses Problems wurde unterhalb der Stufe der Vögel

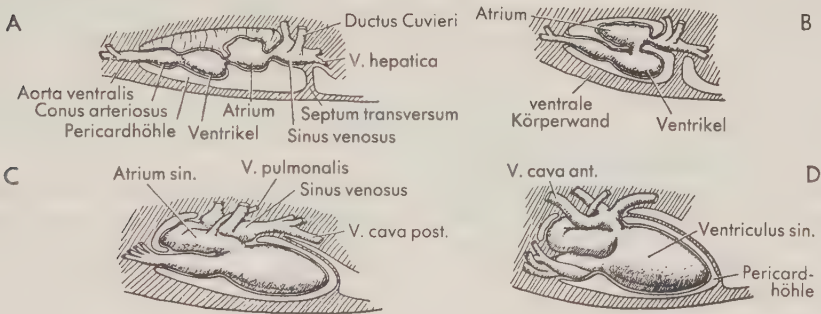


Abb. 347. Lage des Herzens im Pericardraum bei verschiedenen Vertebraten. Phylogenetische Änderung der Form und der Gliederung des Herzens. A Hypothetischer, ancestraler Zustand, der in den Grundzügen in der Ontogenese rekapituliert wird (vgl. Abb. 346). Die vier primitiven Herzkammern liegen von caudal nach cranial hintereinander, das Mesocardium dorsale ist noch vorhanden; B Selachierstadium; das Mesenterium ist völlig rückgebildet; das Atrium hat sich nach vorn über den Ventrikel geschoben, nur der Sinus venosus liegt noch caudal davon; C Amphibienstadium; der Sinus venosus und die in ihn eintretenden Gefäße haben sich weiter cranialwärts verlagert; D Amnioten-Status; der Sinus venosus ist in das Atrium einbezogen; das Herz ist nur an seiner cranialwärts gelegenen Basis mit dem Pericard verbunden. (Nach GOODRICH)

³⁷ Wenn für die Bezeichnung des Herzvorhofes, Atrium cordis, der Terminus „Auricula“ als Synonym gebraucht wird, so ist dies nicht korrekt. Als „Herzohr“ (korrekt „Auricula atrialis“) dürfen nur die ohrförmigen Vorhofabschnitte bezeichnet werden, die bei Säugetierherzen die Wurzeln der beiden großen Arterienstämme, Aorta und Truncus pulmonalis, flankieren.

und der Säuger nicht erreicht, jedoch haben bereits Lungenfische und Amphibien einige Fortschritte in Richtung auf die Trennung der Blutströme gemacht. Selbst bei den Lungenfischen mündet die Lungenvene nicht gleich den anderen Venenstämmen in den Sinus venosus, sondern unmittelbar und selbständig in die linke Wand des Atrium cordis. Ein Vorhofsseptum teilt das Atrium bei den Lungenfischen unvollständig, bei den Amphibien (Abb. 348 A) vollständig in zwei Hälften³⁸. Die Lungenvene tritt in die linke Abteilung. Das „verbrauchte“, sauerstoffarme Blut gelangt in das rechte Atrium. Der Sinus venosus, der zu diesem Vorhof führt, wird bei einigen Amphibien (Anuren) an Größe reduziert und verschmilzt mit ihm bei den Amnioten.

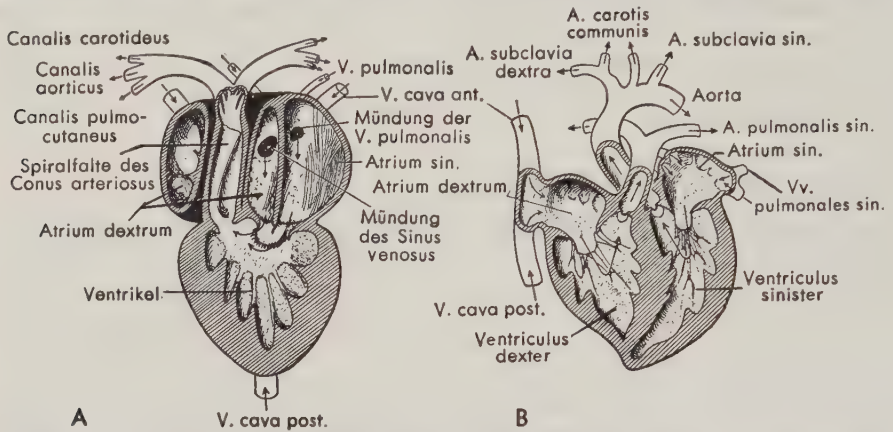


Abb. 348. Schnitt durch das Herz A eines Frosches, B eines typischen Säugers. (Z. T. nach JAMMES)

Die Trennung der Vorhöfe ist jedoch nutzlos, solange die beiden Blutströme im Ventrikelabschnitt des Herzens zusammentreffen und sich vermischen. Eine Reihe verschiedener Anpassungsmechanismen führt bei Lungenfischen und Amphibien (Abb. 332 A, S.414) eine mehr oder minder weitgehende funktionelle Trennung herbei. Eine vollständige Sonderung der beiden Blutströme wird jedoch erst bei den Amnioten erreicht durch eine Unterteilung sowohl der Ventrikel als auch der Vorhöfe in jeweils zwei getrennte Abteilungen.

Bei den meisten Reptilien ist ein Ventrikelseptum vorhanden. Es bleibt jedoch unvollständig, und eine gewisse Vermischung könnte noch stattfinden. Die Herzkammer der Reptilien ist recht kompliziert gestaltet – und schwer in einem einfachen Schema (wie in Abb. 332 C) darstellbar. Der Ventrikel ist in einen dorsalen und einen ventralen Raumteil gegliedert, und der dorsale Bereich in eine rechte und eine linke Hälfte unterteilt. Diese beiden „Hälften“ entsprechen in etwa dem geteilten Ventrikel höherer Vertebraten. Die anatomische Betrachtung läßt vermuten, daß der rechte Aortenbogen oxygeniertes Blut aus der linken Ventrikelseite erhält, während der rechte Aortenbogen, wie die A. pulmonalis, reduziertes Blut aus dem rechten hinteren Ventrikelbereich aufnimmt. Die Verhältnisse sind jedoch nicht so einfach. Der linke Aortenbogen kann in einigen Fällen „gemischtes“, selten desoxygeniertes Blut führen, gewöhnlich empfängt er jedoch sauerstoffreiches Blut. Die auf den ersten Blick

³⁸ Der bei Lungenfischen durch eine von der hinteren Ventrikelwand vorspringende Leiste angedeutete Beginn einer Ventrikelseptierung setzt sich bei rezenten Amphibien nicht fort, selbst die Leiste fehlt. Diese „Rückentwicklung“ läßt sich recht gut damit erklären, daß bei ihnen die besonders entwickelte Hautatmung eine Trennung der beiden Kreisläufe minder bedeutsam macht. Das oxygenierte Blut aus der Haut erreicht gemeinsam mit dem „verbrauchten“ Blut aus den übrigen Körperabschnitten den rechten Vorhof.

einleuchtende Vorstellung hat sich im übrigen experimentell nicht bestätigen lassen, eine Mischung des Blutes sei deshalb notwendig, weil der Lungenkreislauf wegen zu geringer Kapazität nicht die Hälfte der zirkulierenden Blutmenge aufnehmen könne. Bei den Crocodiliern ist das Ventrikelseptum selbst vollständig, es bleibt jedoch noch eine Lücke an der Basis des Conus arteriosus bestehen, *Foramen Panizzae*.

Bei niederen Tetrapoden und selbst bei den Lungenfischen kann man schon eine Tendenz zur Unterteilung des Conus beobachten. Bei Vögeln und Säugetieren ist die Teilung vollständig. Der Conus arteriosus ist als eigenständige Abteilung des Herzens verschwunden. Er wird zum Teil in die Ventrikel einbezogen, zum Teil bildet er Aorten- und Pulmonaliswurzel. Die beiden Blutströme, d.h. Lungen- und Körperkreislauf, sind nach einer langen Evolutionsreihe vollständig getrennt (Abb. 348 B).

Die Einbeziehung der Lunge in den Blutkreislauf bringt bei evolvierten Fischen die einfache und doch leistungsfähige Konstruktion des Herzens primitiver Wirbeltiere in Unordnung und schafft ein „Problem“, dessen Lösung für die fortgeschrittenen Vertebraten schwierig war. Lungenfische, Amphibien und Reptilien haben es selbst heute nicht vollständig gelöst, obwohl die Resultate ihrer Lösungsversuche zufriedenstellend genug sind und ihnen erlauben zu überleben. Es kann allerdings auch keine „perfekte“ Lösung für Lungenfische und Amphibien geben, die einerseits mit den Lungen atmen und andererseits entweder Kiemen oder die Haut als Atmungsorgan nutzen. Bei Vögeln und Säugern allein wurde mit der vollständigen Trennung von Lungen- und Körperkreislauf eine vollbefriedigende Lösung gefunden. Das Ergebnis ist in seiner Leistungsfähigkeit überraschend. Die einfache Pumpe des primitiven Herzens ist eine doppelte geworden. Jede Herzhälfte führt eine bestimmte, eigene Aufgabe durch.

Herzentwicklung

Wir haben erwähnt, daß die ersten Blutgefäße, die beim Embryo entstehen, eine V. subintestinalis bilden, die vom Darm cranialwärts zur Kiemenbogenregion verläuft. Das Herz entwickelt sich im Verlauf dieser Gefäßstrecke. Vor allem bei Formen

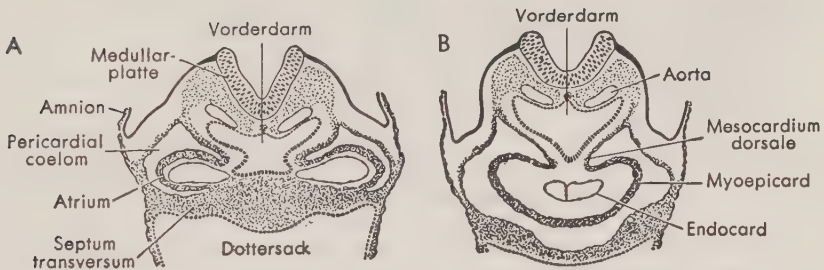


Abb. 349. Embryonalentwicklung des Herzens beim Säuger. Querschnitte durch die Herzanlage vor der Verschmelzung der beiden Subintestinalvenen, an deren Vorderende sich das Herz entwickelt. Im Vorhofsbereich (A) sind die beiden Gefäße noch vollständig getrennt; weiter vorn im Ventrikelabschnitt (B) liegen die beiden Endothelrohre in einem einheitlichen Pericardialcoelom, sind aber noch nicht verschmolzen. (AUS AREY)

mit einem großen Dottervorrat, bei denen der Embryo zunächst keine geschlossene ventrale Oberfläche besitzt, kann dieses Gefäß embryonal in Form der paarigen Venae vitellinae lange persistieren, und der pulsierende Abschnitt, der das Herz bilden wird, kann zunächst ein paariges Gebilde sein (Abb. 349 A). Um den frühen Herzschlauch

(primäre Gefäßwand) entwickelt sich ein Abschnitt des Coeloms, dessen Splanchnopleura den myoepicardialen Mantel der Herzanlage (sekundäre Gefäßwand) und ein Gekröse zwischen Herz und hinterer Leibeswand, ein *Mesocardium dorsale*, bildet. Bei allen Vertebraten tritt sehr bald die S-förmige Krümmung des Herzschlauches und seine Gliederung in eine Reihe von Kammern auf. Die höheren Vertebraten zeigen eine weitere Entwicklung und Vervollkommnung mit einer stufenweisen Unterteilung von Vorhof und Ventrikel und einer Einverleibung von Sinus venosus und Conus arteriosus. Diese Stadien wiederholen, wie wir in der Ontogenese der Säugetiere beobachten, die Stammesgeschichte des Herzens der Mammalia.

Blutkreislauf

In den vorhergehenden Abschnitten dieses Kapitels haben wir die Komponenten des Kreislaufsystems im einzelnen beschrieben. Wir wollen hier kurz die allgemeine Entwicklung des Kreislaufs als Ganzes, besonders im Hinblick auf den Blutdruck und die Kapillargebiete, betrachten (Abb. 350).

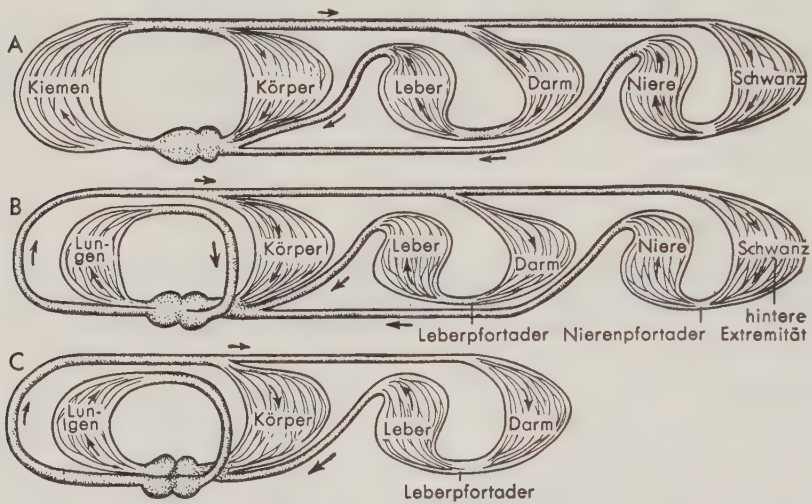


Abb. 350. Kreislaufschema für A einen typischen Fisch, B ein landlebendes Amphib oder Reptil (Kiemenkreislauf durch Lungenkreislauf ersetzt), C einen Vogel oder Säuger (Nierenpfortadersystem rückgebildet, Lungen- und Körperkreislauf vollständig getrennt).

Wie bei jedem Flüssigkeitsstrom, der durch Röhren fließt, führt die Reibung der Blutflüssigkeit an den Gefäßwänden zu einer Erniedrigung des Druckes, in diesem Fall des Blutdruckes, der durch die „Pumpe“, das Herz, erzeugt wird. Die Kapillaren sind verständlicherweise die Teile des Systems, in denen der Druckabfall am größten ist. Bei den Fischen muß im allgemeinen jeder Tropfen Blutes, der das Herz verläßt, zumindest zwei Kapillarsysteme passieren, bevor er zum Herzen zurückkehrt – zuerst in den Kiemen, dann in den Organen des Körpers. Ein großer Teil davon passiert noch ein drittes Kapillarnetz; denn das Blut aus dem Darm muß auf dem Rückweg zum Herzen das Pfortadersystem der Leber, das Blut aus der Schwanzregion – bei Fischen oberhalb der Cyclostomenstufe – das Pfortadersystem der Nieren durchströmen. Bei Fischen ist der Blutdruck schon in den herznahen Arterien gering, und die Anordnung der Blutwege trägt noch mehr dazu bei, daß das Blut relativ langsam und

träge dahinfließt. Mit der Einrichtung des Lungenkreislaufes und der Abschaffung der Kiemenkapillaren bei adulten Amphibien wird der Kreislauf wesentlich leistungsfähiger. Alle Organe des Körpers werden unmittelbar und ohne großen Druckverlust vom Blutstrom erreicht. Das Blut, das durch die Leber- oder die Nierenpfortader fließt, hat nur zwei und nicht mehr drei Kapillarsysteme zu durchströmen, und der allgemeine Körperkreislauf passiert nur ein einziges Kapillarnetz statt zwei³⁹. Der Ersatz der Kiemen durch die Lungen hat, anscheinend durch einen glücklichen Zufall, in dem langen Zeitlauf nicht nur zu einer verbesserten Konstruktion des Herzens, sondern auch zu einem ganz allgemein leistungsfähigeren Kreislaufsystem geführt. Mit der Rückbildung des Nierenpfortadersystems bei den Amnioten steigt der Wirkungsgrad weiter an; bei Vögeln und Säugern liegen nur noch im Darmgefäßsystem zwei Kapillarnetze hintereinander.

Embryonaler Kreislauf

Obwohl sich gewisse Wiederholungen nicht vermeiden lassen, da bereits bei der bisherigen Darstellung auf die Bildung des einen oder anderen Blutgefäßes beim Embryo hingewiesen wurde, wollen wir in diesem Abschnitt die Embryonalentwick-

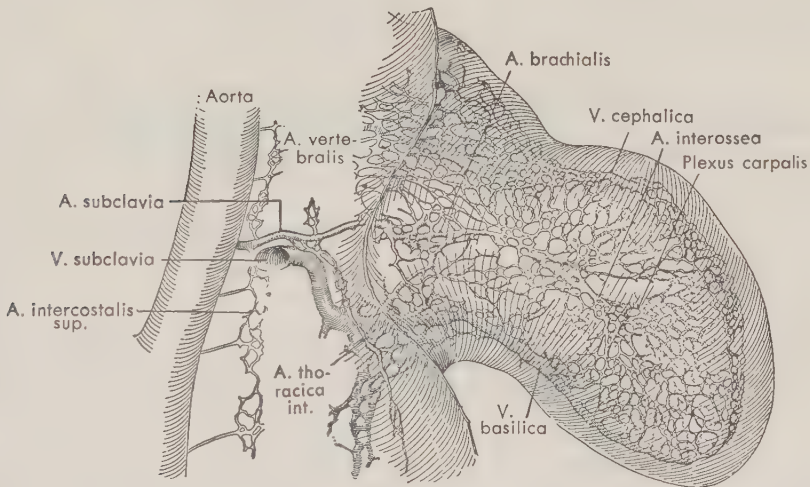


Abb. 351. Anlage eines Gefäßsystems in einem frühen Entwicklungsstadium der Vordergliedmaße bei einem Schweineembryo. Aus einem vielmaschigen Gefäßnetz mit einem zuführenden zentralen Gefäßstamm und ableitenden Randvenen gehen die Hauptgefäße der Extremität hervor. Da die Gefäßabschnitte des primären Netzes, die sich zu größeren Gefäßstämmen entwickeln, nicht völlig starr festgelegt sind, ergeben sich gewisse Variationsmöglichkeiten (Anomalien). (Aus WOOLLARD)

lung und den Embryonalstatus des Kreislaufsystems kurz zusammenfassen und dabei besonders auf die Gefäße hinweisen, die beim adulten Tier nicht mehr vorhanden sind, für die Ontogenese von Formen mit dotterreichen Eiern dagegen eine wesentliche Bedeutung besitzen. Wir dürfen nicht vergessen, daß das Gefäßsystem des Embryos nicht nur im Hinblick auf die im adulten Zustand tätigen Organe aufgebaut

³⁹ Zwar sind noch kleinere Portalvenensysteme, z. B. in der Hypophyse, ausgebildet, doch wird davon nur eine minimale Blutmenge betroffen.

werden kann. Es muß vielmehr in jedem Augenblick einer jeden Embryonal- oder Larvalperiode funktionieren. Ganz allgemein entsteht in vielen Gebieten des sich entwickelnden Keimes (z.B. in den Extremitäten, Abb. 351) das Gefäßsystem zunächst in Form eines diffusen Netzwerkes, aus dem die eigentlichen Gefäßstämme erst in einem späteren Stadium „ausgesucht“ werden.

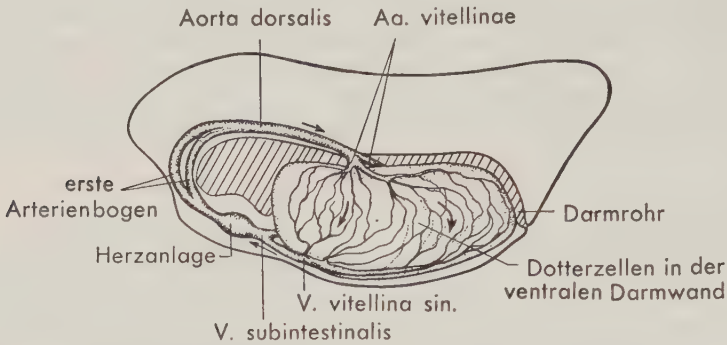


Abb. 352. Schema des embryonalen Kreislaufs bei einer jungen Kaulquappe. Die Nahrungszufuhr erfolgt aus den dotterreichen Zellen der ventralen Darmwand, und die Ausbildung des Dottergefäßes ist daher von großer Bedeutung.

Das am meisten generalisierte embryonale Gefäßmuster zeigen solche Formen wie Lungenfische und Amphibien (Abb. 352), bei denen das Bild nicht durch außergewöhnliche Dottermengen oder zusätzliche Eihüllen kompliziert wird. Der größte Teil der Nährstoffe, von denen die Entwicklung des Embryos abhängt, bevor er selbst zu fressen beginnt, liegt in den dotterhaltigen Zellen der Darmwand. Aus diesem Grunde entstehen hier die ersten Gefäße. Es bilden sich die paarigen Dottervenen, die *Vv. vitellinae*, die sich vorn zur Subintestinalvene vereinen. In der Verlaufsstrecke dieses Gefäßstammes entwickelt sich das Herz, das Vorderende wird zur Aorta ventralis. Caudal vom Herzen dringt in das Gebiet des subintestinalen Gefäßrohres später Lebergewebe vor; das Gefäß wird in einen vorderen Anteil, die Lebervene(n), und einen hinteren Abschnitt, die Leberpfortader, zerlegt. Zwischen beiden entwickelt sich das Kapillarsystem der Leber. Am Vorderende des Körpers hat sich die ventrale Aorta mittlerweile geteilt und wendet sich jederseits des Kiemendarmes aufwärts. Die entstehenden Arterienrohre bilden die ersten Kiemenbogenarterie (Abb. 334, S. 415). Wir haben bereits hervorgehoben, daß sich die Arterienbogen in antero-posteriorer Richtung nacheinander entwickeln und daß die ersten beiden Gefäßbogen gewöhnlich rückgebildet werden. Dorsal vom Kiemendarm führt die Aorta dorsalis das Blut dem hinteren Körperende zu. Sie ist vorn paarig, bildet aber hinter den Kiemen ein unpaares, medianes Gefäß dorsal von Darmrohr und Coelom, ventral der Chorda dorsalis. Ein großer Teil des Blutes fließt von der Aorta ventralwärts in den paarigen *Aa. vitellinae*, die ganz allgemein den *Aa. coeliaca* und *mesenterica(e)* des adulten Tieres entsprechen, und gelangt so wieder zur ventralen Darmwand; ein primitiver Kreislauf ist geschlossen.

Ein Teil des Aortenblutes folgt jedoch nicht diesem Weg; statt dessen verläßt es die Aorta und versorgt die wachsende Muskulatur der Körperwand, das Nervensystem und andere sich bildende Organe und Bauteile der Leibeswand. Für den Rücktransport dieses Blutes muß ein entsprechendes Gefäßsystem geschaffen werden. Dieser Notwendigkeit wird durch die Entwicklung der paarigen Cardinalvenen (Abb. 353) entsprochen, die als Längsgefäße in Körper und Kopf entstehen und jederseits der

Aorta dorsalis liegen. Dorsal vom Herzen bildet sich der gemeinsame Endabschnitt der vorderen und der hinteren Cardinalvene jeder Seite, der Ductus Cuvieri, der in den Sinus venosus des Herzens eintritt. Bei allen Vertebraten oberhalb der Cyclostomenstufe wird bald das Nierenpfortadersystem eingerichtet, wobei die Vv. cardinales posteriores unterbrochen werden. So ist nunmehr ein allgemeines Gefäßsystem entstanden, das nur noch weniger Änderungen von einiger Bedeutung bedarf, um den adulten Zustand zu erreichen (wenn wir davon absehen, daß bei lungenatmenden Formen noch eine Gefäßverbindung zu und von den Lungen geschaffen und außerdem ein Gefäßsystem für die Extremitäten eingerichtet werden muß).

Die Anwesenheit einer großen Dottermenge und die Entwicklung eines Dottersackes bei Selachiern und Amnioten führen zu einem etwas abweichenden Erscheinungsbild der embryonalen Blutwege (Abb. 353). Das Grundmuster bleibt jedoch dasselbe.

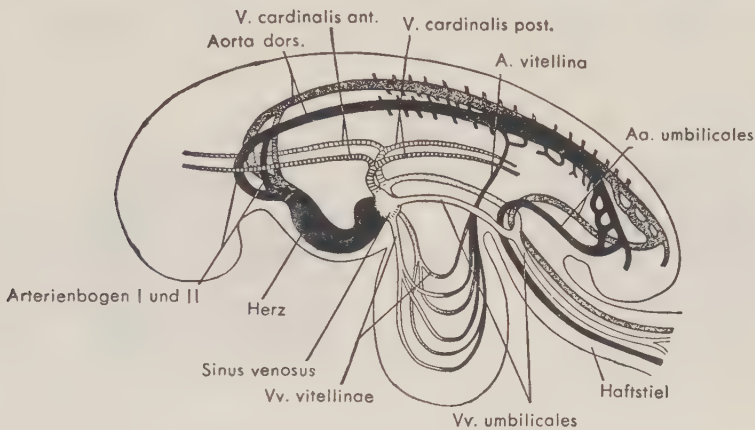


Abb. 353. Gefäßsystem bei einem Säuger-Embryo. (Aus AREY, nach FELIX)

Das Nährmaterial, der Dotter, liegt nun nicht im Boden eines geschlossenen Darmrohres, sondern in einem großen Sack, der mit dem Darmlumen in Verbindung steht. Infolgedessen entspringen die hochentwickelten Dottervenen in der Wand des ausge dehnten Dottersackes. Die Dotterarterien sind ebenfalls gut entwickelt und breiten sich, parallel zu den Venenästen, auf dem Dottersack aus.

Bei den Amnioten führt die zusätzliche Ausbildung einer Allantois zu einer weiteren Komplikation des embryonalen Gefäßmusters. Bei Reptilien und Vögeln bildet die Allantois (mit dem Chorion) ein Atmungsorgan, und im Allantoisstiel treten Gefäße für die notwendige Blutversorgung (Sauerstofftransport) auf: Aa. und Vv. allantoideae. Bei den Säugern sprechen wir von Aa. und Vv. umbilicales, da sie die wichtigen Gefäße im Nabelstrang des Fetus darstellen, die das fetale Gefäßsystem mit dem Gefäßsystem der Placenta verbinden. Die Aa. allantoideae entspringen am Hinterende der Aorta dorsalis und verlaufen in der ventralen Leibeswand zum Allantoisstiel. Die entsprechenden Venen, die zunächst paarig angelegt werden (während später meist die rechte Nabelvene zurückgebildet wird), vereinigen sich nicht mit dem subintestinalen Venensystem, wie man erwarten möchte. Statt dessen verlaufen sie jederseits in der seitlichen Körperwand und entsprechen so den Abdominalvenen der Haie. In früheren Stadien treten sie direkt in den Sinus venosus ein (Abb. 354 A). Später jedoch wenden sie sich aufwärts und schließen sich dem Blutgefäßsystem der Leber an. Anscheinend sind die Leberkapillaren jedoch nicht in der Lage, den ganzen Blutstrom aufzunehmen. Es entsteht zusätzlich eine weitlumige Verbindung zu den

Lebervenen, die einen großen Teil des durch die Umbilicalvene(n) dem Embryo zugeleiteten Blutes aufnimmt: *Ductus venosus* (Abb. 354 C, D). Bei den Säugern befördern die Umbilicalvenen nicht nur den Sauerstoff, sondern auch die von der Placenta aufgenommenen Nährstoffe und sind daher von höchster Wichtigkeit.

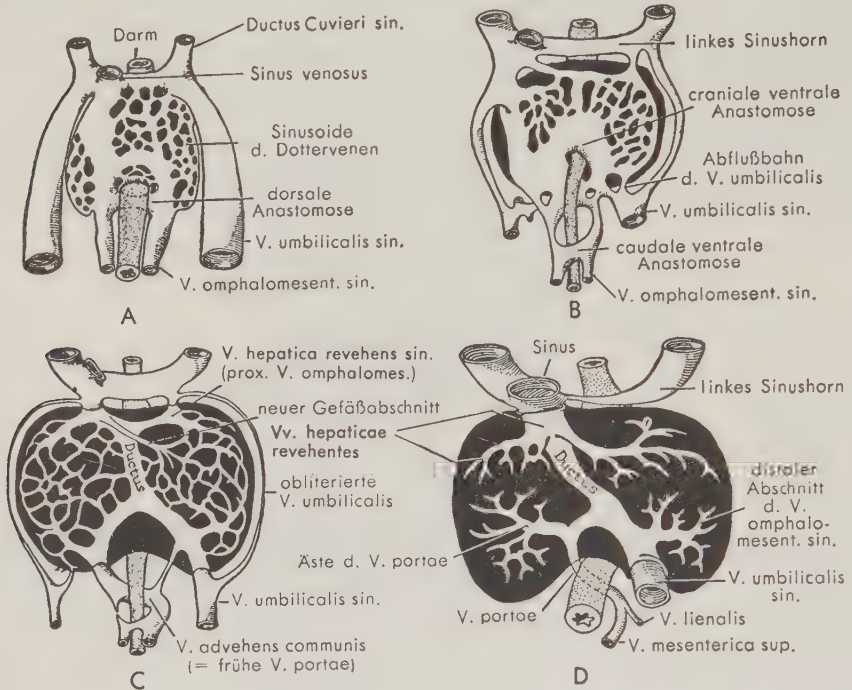


Abb. 354. Entwicklung des Leberkreislaufs, Umbildung der Dotter- und der Nabelvenen bei menschlichen Embryonen verschiedener Altersstufen (4; 5; 6 und 9 mm Lg.; Ansicht von ventral, Darm punktiert). In A sind die vom Dottersack kommenden Vv. vitellinae voll entwickelt und bilden im Bereich der Leberanlage einen Gefäßplexus; die Abb. B–D zeigen die Transformation dieser Gefäße zum Pfortadersystem der Leber. Die Vv. umbilicales, die Blut von der Placenta zuführen, sind im Stadium A bereits ausgebildet, münden jedoch unmittelbar in den Sinus venosus. In einem späteren Entwicklungsstadium wird dieser Blutstrom zur Leber umgeleitet, und der größte Teil des von der Placenta kommenden Blutes durchströmt dieses Organ oder gelangt über den Ductus venosus in die V. hepatica revehens. Die rechte Umbilicalvene bildet sich zurück; die linke bleibt bis zur Geburt erhalten und wird dann zusammen mit dem Ductus venosus rückgebildet. Die Vv. cardinales posteriores liegen dorsal von der Leber und sind nicht abgebildet. (AUS AREY)

Bei allen Formen mit einem Dottersack werden die Dottergefäße rückgebildet, wenn der Inhalt des Sackes aufgebraucht ist. Bei den placentalen Säugern enthält, wie erwähnt, der Dottersack keine Nährstoffe, und die Dottergefäße bleiben (meist) nur in einem frühen Stadium erhalten. Beim Schlüpfen oder bei der Geburt veröden die intraembryonalen Abschnitte der Allantois-(oder Umbilical)gefäße ebenfalls.

Bei den Tetrapoden entsteht eine deutliche Modifikation des Gefäßsystems durch den Wechsel der Sauerstoffquelle, sobald die Lungen ihre Funktion aufnehmen – bei der Metamorphose, beim Schlüpfen oder bei der Geburt. Bis zu diesem Zeitpunkt ist die Blutzirkulation durch Lungenarterien und -venen gering. Wir haben darauf hingewiesen, daß auf der arteriellen Seite des Kreislaufes die Persistenz des Ductus arteriosus (Abb. 334 D–F, S. 415) dem Blut erlaubt, im Pulmonalisbogen die Lungen

zu umgehen. Wären – wie das bei den Amnioten im adulten Stadium der Fall ist – die beiden Vorhöfe beim Embryo durch eine Trennwand geschieden, würde die linke Herzhälfte leer bleiben, da die Lungenvenen dem Herzen wenig Blut zuführen. Infolgedessen sind selbst bei Vögeln und Säugetieren Lücken in der Vorhofsscheidewand des embryonalen Herzens vorhanden. Sobald die Lungen zu arbeiten beginnen, kommt es zu einer raschen und eingreifenden Änderung der Verhältnisse. Der Ductus arteriosus obliteriert, das Blut der A. pulmonalis strömt vollständig zu den Lungen und über die Lungenvenen zurück zum Herzen. Bei Vögeln und Säugern schließt sich das *Foramen ovale* (oder die im Vorhofseptum vorhandenen multiplen Öffnungen), so daß beide Vorhöfe getrennt sind.

15 Sinnesorgane

Alle Zellen, so ist zu vermuten, können Reize aufnehmen und beantworten, die – allgemein formuliert – eine bestimmte Situation in der Umwelt erfassen oder eine Änderung dieses Zustandes ausdrücken. Wenn jedoch bei einem Wirbeltier nicht die gereizte Zelle, sondern ein entfernt gelegener Teil des Körpers oder der gesamte Organismus die adäquate Antwort auf den Sinnesreiz geben soll, so ist die Perzeption dieses Reizes vergeblich, solange nicht eine Verbindung zwischen dem Rezeptor und dem Effektor (d.h. den Organen – Muskeln oder Drüsen –, die eine geeignete Antwort geben sollen) besteht. Eine solche Verbindung kann zwar auf dem Blutwege durch die Hormone gebildet werden, doch wird sie im allgemeinen durch das Nervensystem hergestellt. Die Endigungen der Nervenfasern sind an sich selbst zur Erregung fähig, doch ist häufiger die Reizaufnahme Aufgabe spezieller *Sinneszellen*, die hauptsächlich ektodermaler Genese und im allgemeinen in Organen von mehr oder minder kompliziertem Bau gruppiert sind. Diese Sinnesorgane sind auf spezifische physikalische oder chemische Reize abgestimmt und mit Nerven verbunden, welche die durch die Reize hervorgerufenen Erregungen zu bestimmten Zentren in Gehirn oder Rückenmark weiterleiten.

Die Anatomen teilen solche sensiblen Nerven in zwei Gruppen ein: (1) *somatosensible Nerven*, die Impulse vom „äußeren Rohr“ des Körpers – der Haut und Körperoberfläche und den Muskeln – vermitteln, die bei uns selbst bis zur Bewußtseinsstufe vordringen können, und (2) *viscerosensible Nerven*, deren Erregungen von den Eingeweiden ausgehen und selten unser Bewußtsein erreichen. Die Physiologen klassifizieren die Sinnesrezeptoren üblicherweise nach einem anderen Prinzip, das nicht in dieses Schema paßt. *Exterozeptoren* sind Sinnesendstellen der Haut und besondere Sinnesorgane, die Reize der Außenwelt aufnehmen. Zu den *Propriozeptoren* rechnen sie die in der Skelettmuskulatur gelegenen Sinnesendstellen, und als *Enterozeptoren* werden jene der inneren Organe bezeichnet. Die ersten beiden Gruppen stehen mit dem somatosensiblen, die dritte Gruppe mit dem viscerosensiblen System der Anatomen in Verbindung.

Einfache Sinnesorgane

Ein allgegenwärtiger, unspezifischer Reiz, der *Schmerzreiz*, scheint keines besonderen Perzeptionsorganes zu bedürfen. Vielmehr können die verschiedenartigsten physikalischen und chemischen Einflüsse Schmerzempfindungen durch direkte Reizung der feinen Endaufzweigungen sensibler Nervenfasern hervorrufen. Solche Nervenendigungen scheinen, zumindest in der Haut, bei den Wirbeltieren ganz allgemein auch auf Berührungsreize anzusprechen. Bei Fischen und Amphibien können die meisten Hautreize, soweit sie nicht durch spezifische Sinnesorgane wahrgenommen werden, ebenfalls unmittelbar durch Erregung der Nervenendigungen perzipiert werden.

Sinneskörperchen

Eine Vielfalt von Reizen wird durch kleine Sinnesorgane von im allgemeinen mikroskopischer Größenordnung aufgenommen, die in irgendeinem Teil des Körpers – in der Haut, in den Muskeln oder in den Eingeweiden – liegen. Sie sind unbekannt bei Fischen, verhältnismäßig selten bei anderen niederen Vertebraten, dagegen in reichem Maße bei Vögeln und Säugern vorhanden. In Form und Feinbau zeigen sie erhebliche Unterschiede (Abb. 355). Natürlich sind die spezifischen Aufgaben vieler dieser

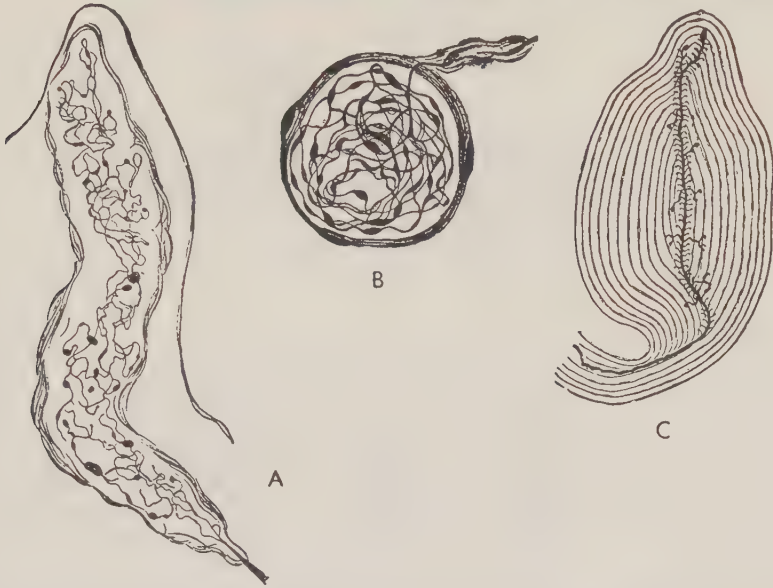


Abb. 355. Verschiedene Typen nervöser Endorgane bei Säugern. A Meißnersches Tastkörperchen aus der Dermis der Haut; B Krausescher Endkolben (Kälterezeptor); C Vater-Pacinisches Körperchen (Druckrezeptor). (Aus RANSON, nach DOGIEL, SALA, BÖHM-DAVIDOFF, HUBER)

Gebilde schwer zu bestimmen, doch scheint nach den Erfahrungen, die wir bei uns selbst machen, die Annahme berechtigt, daß durch diese Sinneskörperchen zumindest vier Qualitäten einfacher Reize registriert werden können: Wärme, Kälte, Berührung und Druck. In vielen Fällen ist es noch ungewiß, ob diesen vier Empfindungsqualitäten vier verschiedene spezifische Endkörperchen entsprechen. Die weit verbreiteten Lamellenkörperchen (Vater-Pacinsche Körperchen, Abb. 355 C) wirken als Druckrezeptoren. Sie sind relativ groß, beim Menschen bis zu 4 mm lang und bestehen aus zwiebelschalenartig aufeinandergeschichteten Bindegewebslamellen. Bei Säugetieren liegen im Haarbalg – vor allem der Vibrissae – feine Nervenfasergeflechte, die für die Perzeption von Berührungsreizen sehr wichtig sind. Im Bereich der Eingeweide sind zahlreiche Typen von Enterozeptoren vorhanden, deren spezifische Reize wir nicht mit Sicherheit angeben können. Längs der Äste des Systems der Kiemenbogenarterien (besonders der Carotiden der Säugetiere) können Rezeptoren ausgebildet sein, die auf Änderungen der Spannung der Gefäßwand und somit auf Änderungen des Blutdrucks bzw. als Chemorezeptoren auf die Verminderung des O_2 -Gehalts des Blutes reagieren.

Propriozeptive Informationen werden bei den Säugern von Muskelspindeln (Abb. 356) und Sehenspindeln aufgenommen, die von einem Geflechtwerk sensibler Ner-

venfasern umgeben werden und in eine Bindegewebsscheide eingehüllt sind. Diese Rezeptoren der Tiefensensibilität sind der Sitz des „Muskelsinnes“. Sie registrieren nicht nur den Kontraktionszustand des betreffenden Muskels, sondern geben (erstaunlicherweise) auch Auskunft über die Lage der verschiedenen Körperteile im Raum. Ähnliche, aber kleinere Lamellenkörperchen an den Gelenkkapseln vermitteln Informationen über Stellung und Lage der einzelnen Körperteile. Bei niederen Tetrapoden können sich terminale Nervenfasern um einzelne Muskelfasern schlingen oder zwischen den Sehnenfasern ausbreiten. Bei den Fischen sind keine Propriozeptoren bekannt.

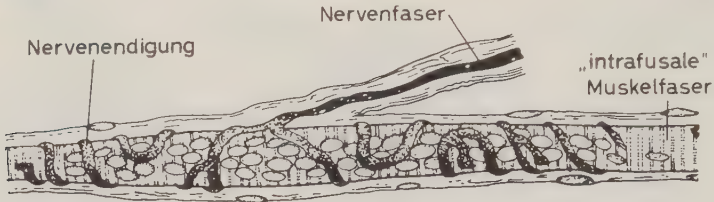


Abb. 356. Muskelspindel. (Nach WINDLE, Textbook of Histology)

Geschmacksorgan

Im Gegensatz zu den vorerwähnten einfachen Sinnen beruhen Geschmacks- und Geruchsempfindung auf chemischen Reizen. Geschmacksreize werden durch die *Geschmacksknospen* perzipiert – kleinen, faß- oder tonnenförmigen Gruppen prismatischer Zellen, die in das Epithel der Schleimhaut (oder der äußeren Haut) eingesenkt sind (Abb. 357 A). Die „Faßdauben“ werden von Stützzellen gebildet; im Zentrum liegen die eigentlichen Geschmackszellen, schmale, hohe Zellen mit einem Sinnesstiftchen an ihrem apikalen Ende. Das Vorkommen der Geschmacksknospen ist meist auf die Mundregion und den Kiemendarm beschränkt und bei den Säugern auf die Zungenschleimhaut, gewöhnlich auf die *Geschmackspapillen*, konzentriert. Bei Reptilien und Vögeln sind Geschmacksknospen auf der Zunge selten, die Mehrzahl ist in der Pharynxschleimhaut lokalisiert. Bei Fischen und Amphibien können Geschmacksknospen auch in der äußeren Haut auftreten. Bei einigen Welsen z. B. sind sie an der ganzen Körperoberfläche ausgebildet und ermöglichen diesen Tieren eine außergewöhnlich intensive Perzeption angenehmer (oder unangenehmer) Geschmacksempfindungen. Es darf nicht übersehen werden, daß ein großer Teil dessen, was wir gewöhnlich als Geschmack bezeichnen, in Wirklichkeit in Geruchswahrnehmungen aus dem Mundinhalt besteht. Das Essen „schmeckt“ nicht so gut, wenn wir einen Schnupfen haben und damit die Geruchsempfindung herabgesetzt ist. Alle Geschmacksknospen sehen gleich aus, doch scheinen im Hinblick auf die Perzeption der Geschmacksqualitäten beim Menschen und zumindest bei einigen Fischen vier Typen vorhanden, welche die Empfindungen salzig, sauer, bitter und süß vermitteln. Frösche können dagegen, so scheint es, nur „sauer“ und „salzig“ unterscheiden. Säuren und saure Salze scheinen für den Geschmack „sauer“ verantwortlich, anorganische Salze, insbesondere Chloride, für „salzig“. Die Empfindung „bitter“ wird besonders durch Alkaloide ausgelöst, während Zucker und Alkohole den Geschmack „süß“ hervorrufen.

In den folgenden Abschnitten unserer Darstellung werden die viel auffälligeren und komplizierteren Sinnesorgane der Wirbeltiere – Riechorgan, Auge und Ohr sowie das Seitenorgan der Fische – beschrieben. Sehr wahrscheinlich gibt es noch eine Vielfalt weiterer Sinnesorgane, besonders bei niederen Vertebraten, die für uns ungewohnte oder unbekannte Empfindungen vermitteln und daher schwer verständlich sind. Ein

derartiges Sinnesorgan, über das wir wenigstens einige Angaben besitzen, stellt das *Grubenorgan* der Grubenottern dar, zu denen die Klammerschlangen gehören. Das Grubenorgan besteht aus einer jederseits zwischen Auge und Nase gelegenen Grube, die mit stark vaskularisiertem Gewebe gefüllt ist, in dem zahlreiche Nervenfasern enden. Es ist ein hochempfindliches Sinnesorgan, das die Anwesenheit oder die

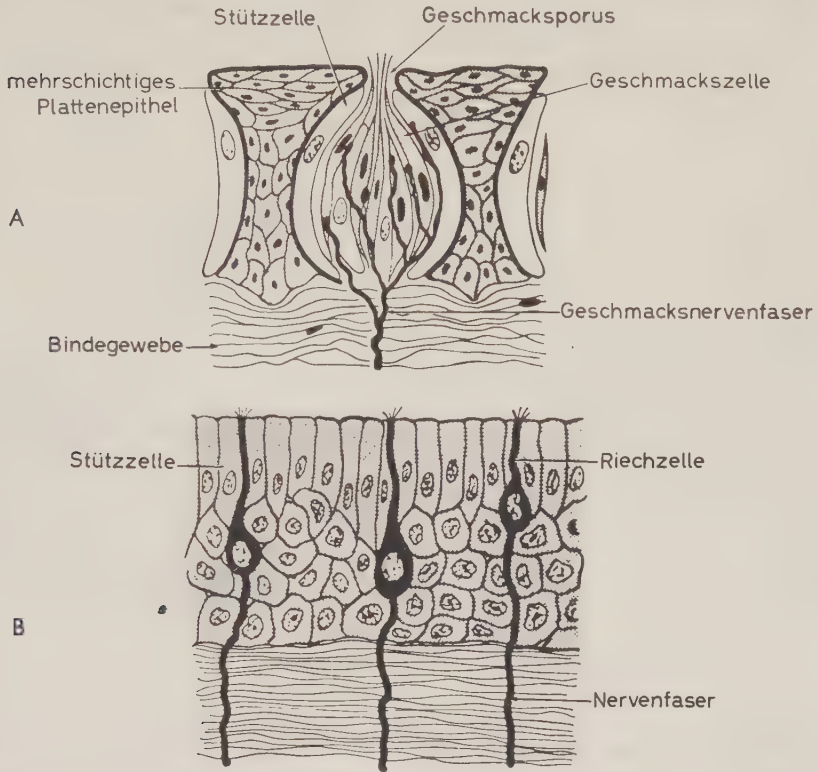


Abb. 357. Mikroskopische Schnitte durch Sinnesorgane für chemische Reize. A Geschmacksknospe; B Riechschleimhaut. (Aus DE COURCEY, Medical Physiology)

Ortsveränderung eines mäßig warmen Körpers, gleich welcher Art (eines lebenden warmblütigen Organismus oder einer Glühbirne), anzeigt. Dieses wirkungsvolle Sinnesorgan ist für die Grubenottern von außerordentlichem Nutzen, da sie sich von kleinen, warmblütigen Nagern ernähren und nicht allzu gut mit den „üblichen“ Sinnesorganen ausgestattet sind.

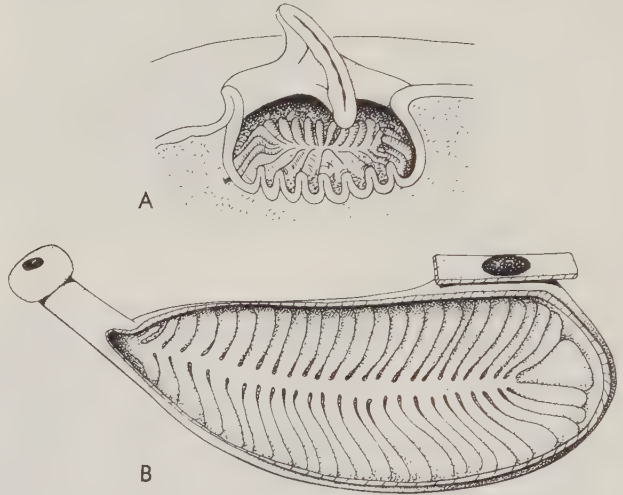
Nase und Geruchsorgan

Bei den Tetrapoden wurde die Nase in das Respirationssystem einbezogen. Primär ist sie jedoch ein Riechorgan, das geringe Mengen chemischer Stoffe wahrnehmen kann, die ihm von bestimmten Objekten auf die Entfernung zugeleitet werden, und seine Empfindungen in eine Vielzahl von Kategorien „sortiert“, über die wir bisher noch wenig wissen. Bei bestimmten Wirbeltiergruppen ist der Geruchssinn verhältnismäßig unwichtig. Trotz einiger bemerkenswerter Ausnahmen ist er im allgemeinen bei

Teleosteen nicht hoch entwickelt und bei den meisten Vögeln, bei marinen Säugern und höheren Primaten (einschließlich des Menschen) ziemlich schwach ausgebildet. Ganz allgemein ist der Geruchssinn bei den Wirbeltieren in vieler Hinsicht der wichtigste aller Sinne. Für seine große Bedeutung spricht auch, daß die am höchsten entwickelten Zentren des Gehirns – wie wir im folgenden Kapitel sehen werden – in einem Gebiet entstehen, das primär mit dem Geruchssinn verbunden ist.

Bei den meisten Fischen besteht das Geruchsorgan aus paarigen Taschen oder Gruben, den *Riechgruben* (Riechschläuchen), die ziemlich vorn am Kopf liegen und sich nicht in die Mundhöhle öffnen. Jeder Riechschlauch hat zwei teilweise oder

Abb. 358. Lamellae olfactoriae am Boden des Riechschlauches der Teleosteer. A Elritze (*Phoxinus*); B Aal (*Anguilla*). Nasenhöhle eröffnet, vordere Nasenöffnung links, hintere rechts. Der Hautlappen zwischen den beiden Nasenöffnungen der Elritze, Stauklappe, lenkt den Wasserstrom zur Riechschleimhaut hin. (Nach RIETSCHEL und LIERMANN)



vollständig getrennte Öffnungen, durch die das Wasser in den anschließenden Hohlraum eintritt bzw. ihn wieder verläßt. Bei den meisten Knochenfischen liegen die Nasenöffnungen seitlich am Kopf, bei den Haien jedoch an der Unterseite, rostral von der Mundöffnung. Am Boden des Riechschlauches sind zahlreiche rosettenförmig angeordnete Leisten ausgebildet, Riechfalten, *Lamellae olfactoriae* (Abb. 358). Sie werden von einem einschichtigen prismatischen Epithel überkleidet, in das die *Riechzellen* eingelagert sind. Bei den Säugetieren ist das Riechepithel zweireihig und besteht aus Riechzellen, Stützzellen und basal gelegenen Ersatzzellen (Abb. 357 B). Jede Sinneszelle ragt mit ihrem Sinnesfortsatz, *Riechkolben*, etwas über die Epitheloberfläche hinaus. Er trägt ein Büschel feiner, kurzer Riechhärchen, Kinocilien, die in den Flüssigkeitsfilm der Riechschleimhaut eintauchen. In einem bemerkenswerten – sehr wahrscheinlich primitivem – Merkmal unterscheiden sich die Riechzellen von allen anderen Rezeptoren der Wirbeltiere (ausgenommen Stäbchen und Zapfen der Netzhaut). Die anderen Sinneszellen sind auf Nervenfasern angewiesen, die an sie herantreten und die in der Sinneszelle entstandenen Erregungen dem Zentralnervensystem zuleiten. Die Riechzellen dagegen sind (wie Stäbchen und Zapfen der Netzhaut) primäre Sinneszellen; sie entsenden eigene Fortsätze, die als marklose Nervenfasern vom Riechepithel zum Riechhirn (Bulbus olfactorius) verlaufen:

Bei Säugetieren wird der feine Flüssigkeitsfilm an der Oberfläche des Riechepithels von verzweigten tubulären Drüsen, *Glandulae olfactoriae*, und möglicherweise auch von den Stützzellen abgesondert. Die apikalen Sinnesfortsätze mit ihren Cilien und die von der Oberfläche der Stützzellen vorspringenden feinen Mikrovilli bilden zusammen mit dem Flüssigkeitsfilm den Riechsaum. Die Riechzellen können winzige

Mengen von Duftstoffen perzipieren, die von entfernten Objekten abgegeben werden und sich in dem Flüssigkeitsfilm des Riechsaums lösen. Trotz zahlreicher Untersuchungen ist über die Natur der Riechstoffe und über die Physiologie des Riechorgans immer noch verhältnismäßig wenig bekannt. Neuere Befunde deuten darauf hin, daß an der Oberfläche der Rezeptormembran ein submikroskopisches Muster ausgebildet ist, das jeweils nur entsprechend konfigurierten Duftstoffmolekülen die Adsorption erlaubt. Aus den Ergebnissen elektronenoptischer Untersuchungen haben sich bisher allerdings noch keine genügend gesicherten Hinweise auf die Ausbildung morphologisch verschiedener Rezeptortypen ergeben. Auch die Einteilung der Geruchsqualitäten in sechs Kategorien (würzig, blumig, fruchtig, harzig, faulig, brenzlig) ist bis zu einem gewissen Grade willkürlich und vermag die Vielfalt der Geruchsempfindungen nicht zu erfassen.

Die agnathen Vertebraten bieten hinsichtlich des Riechorgans ein recht abweichendes Bild. Im Gegensatz zu allen anderen lebenden Wirbeltieren ist das Geruchsorgan bei den Cyclostomen unpaar. Es besteht aus dem Riechsäckchen, das im adulten Zustand mehr oder minder zweigeteilt erscheinen kann und von dem langen, unpaaren Nasenschlauch ausgeht. Die äußere Öffnung des Nasenganges liegt entweder an der Spitze der Schnauze (Schleimfische) oder weit hinten auf der Dorsalseite des Kopfes (Neunaugen). Eine weitere Besonderheit besteht darin, daß der Nasengang (oder Riechschlauch) caudal in den Hypophysensack übergeht (Abb. 17, S. 48; 253, S. 323). Bei den Schleimfischen bricht der Nasengang in den Kiemendarm durch. Vermutlich wird es den parasitisch lebenden Fischen dadurch möglich zu „atmen“, während sie sich mit der Raspelzunge in die Beute bohren. Ist dieses Verhalten der Cyclostomen primitiv oder spezialisiert? Die Antwort ist nicht ganz eindeutig. Bei einigen – aber nicht bei allen – der ältesten fossilen Vertebraten liegt die Nasenöffnung in einer ähnlichen Position wie bei den Neunaugen (Abb. 19 A, S. 50). Die Riechgrube und die Rinne, die sich bei Petromyzon später zum Nasengang schließt, wird jedoch embryonal an „normaler“ Stelle auf der Ventralseite des Kopfes angelegt. Das Riechsäckchen ist bei Petromyzonlarven zweilappig, wenn auch nicht zweiteilig. Dies alles spricht dafür, daß das Riechorgan der Cyclostomen abgeleitet und nicht primitiv ist.

Bei typischen Crossopterygiern entwickelte sich ein neuer Typ des Riechorgans. Die hintere Öffnung der nunmehr als Nasenhöhle bezeichneten Riechgrube mündet am Munddach in die Mundhöhle aus (primäre Choane). Die vordere Öffnung liegt jederseits hinter den durch Lippenknorpel versteiften Hautfalten. Bei den Tetrapoden wird diese neue Passage schließlich zum Atemweg. Bei ihnen werden die Nasenhöhlen von Luft statt von Wasser durchströmt, doch halten die Sekrete der Nasendrüsen und die Flüssigkeit, die von der Tränendrüse abgesondert und aus dem Bereich des Auges über den Tränennasengang in die Nasenhöhle abgeleitet wird, das Riechepithel feucht und funktionsfähig. Die neue Konstruktion des Geruchsorgans ist zunächst einfach. Bei den Amphibien (Abb. 359 A, B) führt jederseits eine äußere Nasenöffnung (Naris) in einen länglichen Sack, der eine postero-ventral gelegene Öffnung, Choane oder innere Nasenöffnung, besitzt, die im vorderen Abschnitt des Munddaches liegt. Die Oberfläche der Nasenschleimhaut ist nahezu glatt, und nur ein Teil der Nasenhöhle ist von Riechepithel ausgekleidet.

Bei typischen Reptilien wird die Nasenhöhle allmählich komplizierter gestaltet (Abb. 359 C). Der Luftweg wird länger, im vorderen Bereich der Nasenhöhle ist gewöhnlich ein kleines, aber deutliches Vestibulum nasi (Nasenvorhof) abgegrenzt, und das Riechepithel bleibt auf den oberen Teil der Hauptkammer begrenzt. Von der seitlichen Nasenwand ragen typischerweise ein oder mehrere gewölbte, schleimhautüberkleidete Knorpel- oder Knochenplatten, Nasenmuscheln (Conchae oder Turbinalia), in das Lumen vor und vergrößern die Epitheloberfläche. Von der Hauptkammer

der Nasenhöhle führt ein im Lumen etwas eingengter *Ductus nasopharyngeus* zu den Choanen. Er ist bei Eidechsen und Schlangen kurz. Bei einigen Schildkröten beginnt – wie wir bereits erwähnt haben – die Ausbildung eines sekundären Gaumens. Diese Trennwand zwischen definitiver Mundhöhle und Nasenhöhle wird bei den Crocodyliern stark verlängert. Der Nasenrachengang ist dementsprechend bei den Cheloniern weniger kurz und bei den Krokodilen zu einem ziemlich langen Rohr geworden, das sich an den *sekundären Choanen* in den Pharynx öffnet. Bei den Vögeln scheint der Geruchssinn im allgemeinen von geringer Bedeutung, und die Bauteile der Nasenregion, die nach dem allgemeinen Reptilienbauplan gestaltet sind, weisen eine bescheidene Größe auf. Das Riechepithel ist auf ein kleines Areal im oberen hinteren Abschnitt der Nasenhöhle beschränkt. Die äußeren Nasenöffnungen, die meist an der

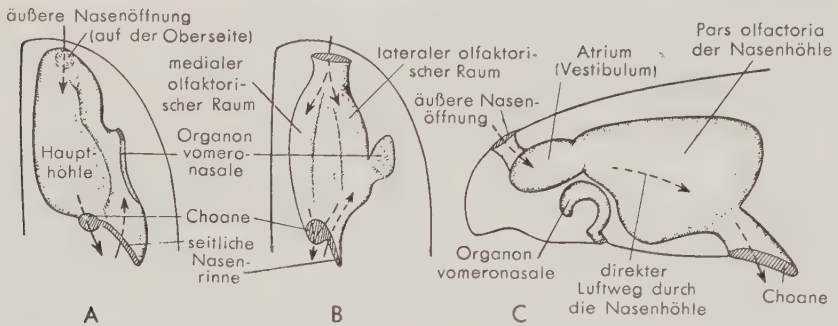


Abb. 359. Ventralansicht des vorderen Teils der linken Seite des Gaumens bei A einem Schwanzlurch (*Triturus*), B einer Kröte (*Pipa*). Die Binnenräume der Nase sind als solide Gebilde dargestellt, die Wandabschnitte durchsichtig gedacht (vgl. Abb. 228, S. 301); C Gliederung der Nasenhöhle und Lage des Organon vomeronasale bei einer Eidechse. Längsschnitt durch die Nasenregion, etwas rechts der Medianebene. Embryonal bildet das Organon vomeronasale bei den Eidechsen eine Aussackung des Hauptraumes der Nasenhöhle (wie bei den Amphibien). Im adulten Zustand hat sich das Organ (wie bei vielen Säugern) von der Nasenhöhle abgegliedert und mündet unabhängig von ihr über den Ductus nasopalatinus am Dach der Mundhöhle. Die Pfeile geben in allen drei Abb. die Richtung an, in der die Luft einströmt; der nach auswärts gerichtete Pfeil in A und B symbolisiert den Luftstrom zum Organon vomeronasale der Amphibien. (A nach MATTHES; B nach BANCROFT; C nach LEYDIG)

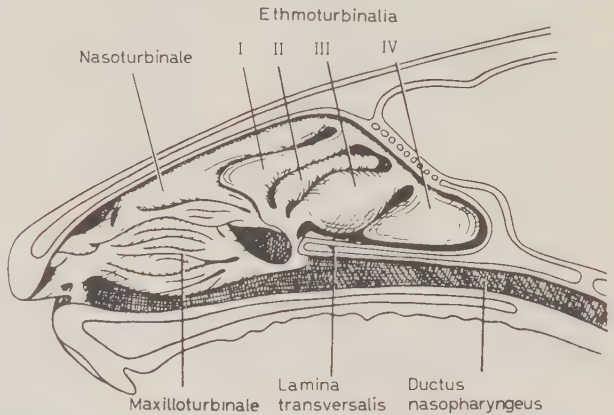
Basis des Schnabels liegen, sind unterschiedlich geformt und können, wie bei Huhn und Taube, durch eine weiche oder verhornte Hautfalte (Deckschuppe oder Operculum) geschützt sein, die einem kleinen Augenlid ähnelt.

Unter den Säugetieren ist der Geruchssinn zwar bei Walen, Fledermäusen und höheren Primaten (mehr oder minder) rückgebildet, doch erreicht bei typischen Säugetieren die Differenzierung der Nasenhöhle den Höhepunkt ihrer Entwicklung (Abb. 229, S. 302; 360). Die Nasenhöhle kann bei ihnen (höhere Primaten ausgenommen) bis zu den Orbitae zurückreichen und mehr als die Hälfte der Schädellänge einnehmen. Die Nasenmuscheln, *Conchae*, sind gewöhnlich hochentwickelt und stark differenziert. Sie vergrößern im Oberteil der Nasenhöhle die olfaktorische Region und im unteren Bereich, dem direkten Luftweg, die Ausdehnung der Schleimhautfläche. Dadurch kann die Luft intensiver gereinigt und etwas erwärmt werden. Ein langer Ductus nasopharyngeus führt die Luft über den sekundären Gaumen hinweg in den Pharynx. Bei den placentalen Säugetieren haben sich die Lufträume der Nase in die angrenzenden Knochen ausgedehnt, es entstehen *Nasennebenhöhlen* (*Sinus pneumatici*), die u. a. eine Gewichtsverminderung des Schädels bewirken. Beim Menschen sind sie nicht allzu selten Sitz schmerzhafter Entzündungen.

Bei vielen Tetrapoden tritt als spezialisierter Teil des olfaktorischen Systems das

Organon vomeronasale oder Jakobsonsche Organ auf, dessen Hauptaufgabe in der Perzeption von Geruchsreizen der Nahrung aus der Mundhöhle zu bestehen scheint. Die Fortsätze seiner Riechzellen bilden ein abgrenzbares Faserbündel des N. olfactorius, das zu einem akzessorischen Riechlappen des Gehirns führt. Bei den Urodelen entspricht diesem Organ ein sensorisches Schleimhautareal in der Wand der seitlichen Nasenrinne (Abb. 359 A). Es ist unvollständig von der Hauptkammer der Nasenhöhle abgesetzt, durch die bei der Inspiration der Luftstrom nach innen streicht. Bei den beiden anderen Ordnungen der Amphibien (Abb. 359 B) und bei *Sphenodon* liegt das Organ in einer Tasche in der seitlichen Wand der Nasenhöhle. Dies scheint auch der primitive Zustand bei den Reptilien zu sein. Bei den Schildkröten ist das Jakobsonsche Organ nicht deutlich von der übrigen Nasenhöhle abgegrenzt. Bei einigen Eidechsen

Abb. 360. Paramedianschnitt durch die Nasenhöhle eines Meerschweinchens (Blick von medial auf die Turbinalia). Die Lamina transversalis (am knöchernen Schädel besser als Lamina terminalis bezeichnet) trennt die Regio olfactoria der Nasenhöhle von der Regio respiratoria bzw. dem Ductus nasopharyngeus. (Nach CAVE)



und bei den Schlangen liegt jedoch das paarige *Organon vomeronasale* jeweils in einer besonderen Tasche, die sich am Dach der Mundhöhle öffnet und von der Nasenhöhle vollständig abgetrennt ist (Abb. 359 C). Die Zunge, die an der Spitze in zwei Zinken gespalten ist und herausgeschleudert werden kann, dient als zusätzliches Geruchsorgan. Wird die Zunge zurückgezogen, so schieben sich die Zungenspitzen in die Taschen des Jakobsonschen Organs. Sie übertragen Riechstoffe, die sich der Zungenschleimhaut zuvor aus der Luft angeheftet hatten, auf den Flüssigkeitsfilm, der das Sinnesepithel überzieht.

Bei Crocodiliern und Vögeln ist das Organ nur rudimentär ausgebildet oder fehlt völlig wie auch beim Menschen und anderen höheren Primaten, bei vielen Fledermäusen und bei verschiedenen wasserlebenden Säugern. Bei zahlreichen Mammalia blieb es jedoch erhalten. Bei den Nagetieren öffnet es sich in die allgemeine Nasenhöhle. Bei anderen Säugern, die das Jakobsonsche Organ behielten, bestehen wie bei Eidechsen und Schlangen gesonderte Öffnungen am Dach der Mundhöhle. Der Ausführungsgang des Organs, *Ductus nasopalatinus* (Stensonscher Gang), tritt jederseits im Canalis incisivus durch den knöchernen Gaumen und öffnet sich hinter den oberen Schneidezähnen.

Das Auge

Der Wirbeltierkörper ist beständig Strahlungen ausgesetzt, die von den extrem kurzwelligen Strahlen des Kosmos oder bei atomaren Zerfallsprozessen entstehenden Strahlen bis zu den langwelligen Strahlen variieren, die von Rundfunksendern ausge-

sandt werden. Viele von ihnen beeinflussen das Protoplasma, doch die spezifische Sensibilität scheint auf ein schmales Band begrenzt, das in der Mitte zwischen den beiden Extremen liegt. Für den Nachweis von Strahlen anderer Wellenlänge müssen wir zu Mechanismen Zuflucht nehmen, die deren Wirkungen in eine für unsere begrenzten Sinne verständliche Ausdrucksform umwandeln. Die Annahme scheint begründet, daß im tierischen Organismus die spezifische Sensibilität für die Perception elektromagnetischer Wellen weitgehend dem Frequenzbereich jener Strahlen

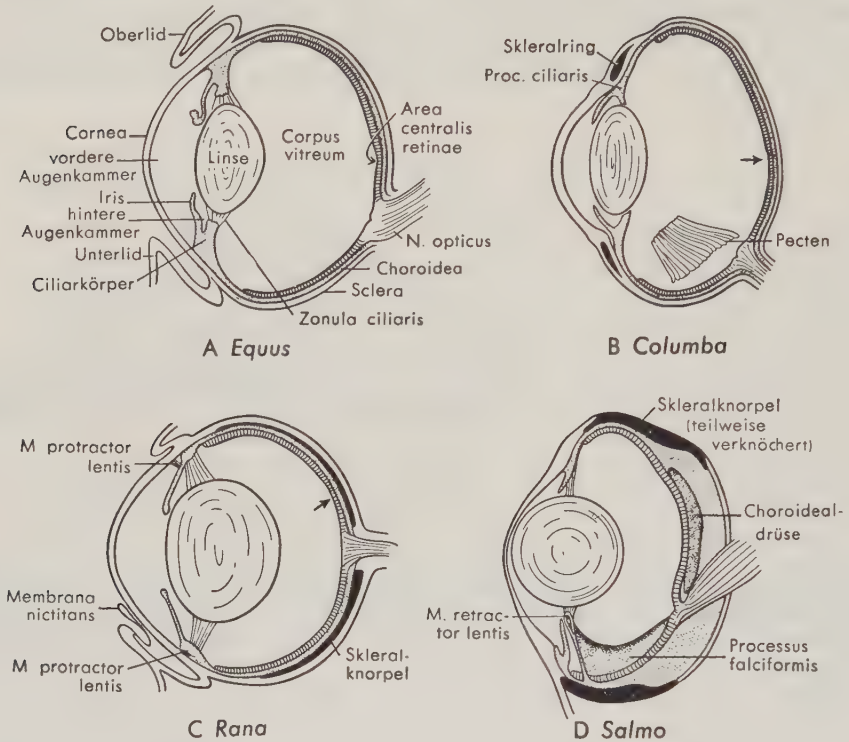


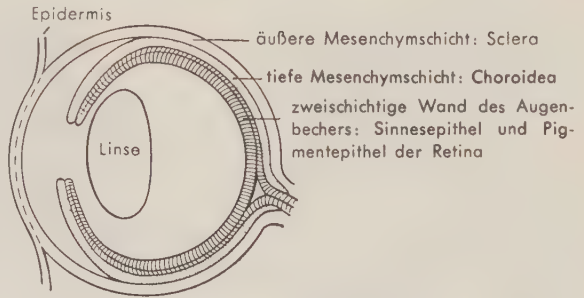
Abb. 361. Schnitt durch das Auge A eines Pferdes, B einer Taube, C eines Frosches (*Rana*), D eines Teleosteers (*Salmo*) (vertikale Schnittebene). Cornea und Bindegewebe der Sclera: weiß; Skleralring und Skleralknorpel: schwarz; Choroidea, Ciliarkörper und Iris: punktiert; Retina: schraffiert. Die Pfeile sind auf die Area centralis gerichtet. In B ist der Pecten dargestellt, der sich auf der Eintrittsstelle des N. opticus (ventrotemporaler Quadrant) erhebt. Der Schnitt in D ist etwas seitlich der Augenbecherspalte geführt, durch die der Proc. falciformis in den Binnenraum des Bulbus vordringt. Er führt dem M. retractor lentis Nerv und Gefäß zu. (Nach ROCHON-DUVIGNEAUD, WALLS)

entspricht, welche die Erde von der Sonne erreichen; denn dieser Himmelskörper stellt die Quelle der riesigen Strahlenmenge dar, die normalerweise auf die Erde gelangt. Von dem breiten Spektrum dieser Strahlen werden die langwelligen als Wärme, die kurzwelligen als Licht empfangen – *Photorezeption*.

Eine spezifische Empfindlichkeit auf Licht ist im Tierreich weit verbreitet. Viele einfache Evertabraten besitzen „Augenflecke“, einzelne oder in Gruppen angeordnete Sinneszellen, die häufig mit Pigmentzellen verbunden sind. Eine Reihe verschiedenartiger Verbesserungen führt schließlich zum „Linsenaug“, bei dem die einfallenden Lichtstrahlen durch eine Linse auf Sinneszellen konzentriert werden, die in einer geschlossenen Kammer liegen. Viele einfache Augen können lediglich Lichtintensitäts-

ten unterscheiden: *Helligkeitssehen*. Die nächste Entwicklungsstufe ermöglicht das *Richtungssehen*. Durch eine verbesserte Konstruktion, durch welche die von bestimmten Punkten der Außenwelt ausgehenden Strahlen auf die in bestimmten Mustern angeordneten Sinneszellen projiziert werden, ergibt sich das „wirkliche“ Sehen, das *Bildsehen*. Hochentwickelte Augen mit vielen gemeinsamen Merkmalen, die jedoch sicher unabhängig voneinander entstanden sind, werden bei in der Systematik so weit entfernten Formen wie Mollusken, verschiedenen Arthropodengruppen und bei den Wirbeltieren gefunden.

Abb. 362. Schnitt durch ein embryonales Auge. Schichtenfolge des Bulbus: inneres und äußeres Blatt des Augenbechers (Sinnesepithel und Pigmentepithelschicht der Retina), tiefe und äußere Mesenchymschicht (Choroidea und Sclera).



Die wichtigsten Bauteile des Wirbeltierauges sind in dem annähernd kugeligen *Bulbus oculi*, dem Augapfel, zusammengeschlossen (Abb. 361; 362), der jederseits des Hirnschädels in der *Orbita* gelegen ist. Er wird mit dem Gehirn durch den *N. opticus* verbunden, der jeweils von der medialen (hinteren) Fläche des Bulbus abgeht und von einer Durascheide umgeben ist. Der Bulbus ist im wesentlichen radiärsymmetrisch gebaut, seine Hauptachse verläuft von medial (hinten) nach lateral (vorn). Er umschließt eine Reihe von Binnenräumen, Kammern, die mit wässriger oder gallertiger Flüssigkeit gefüllt sind. Hinter der vorderen Augenkammer liegt die *Linse* (Lens crystallina). Die Wände des Bulbus werden von drei Hauptschichten gebildet. Von außen nach innen sind dies: die *äußere* oder *fibröse Augenhaut*, bestehend aus der derben *Sclera* und der durchsichtigen *Cornea* (Hornhaut); die *mittlere Augenhaut*, bestehend aus *Choroidea* (Aderhaut), *Corpus ciliare* und *Iris*; die *innere Augenhaut*, gebildet von *Sinnesepithelschicht* und *Pigmentepithelschicht der Retina* (Netzhaut). Die bindegewebige Sclera bildet zusammen mit der Cornea eine vollständige Kugel. Choroidea und Retina sind dagegen seitwärts (vorn) offen. Die beiden erstgenannten Schichten sind mesenchymalen Ursprungs und haben im wesentlichen stützende und ernährnde Funktionen. Die Retina stellt den lichtempfindlichen Teil des Sehorgans dar. An ihrer äußeren Randzone sind Choroidea und Retina miteinander verschmolzen und modifiziert. Gegenüber dem Linsenäquator sind die beiden vereinigten Schichten verdickt und bilden den *Ciliarkörper* (*Corpus ciliare*), an dem die Linse aufgehängt sein kann. Der an den Ciliarkörper anschließende Teil der beiden Schichten formt die *Iris* (*Regenbogenhaut*), die mit ihrer Hinterfläche der Linse aufliegt und mit ihrem freien Rand eine zentrale Öffnung, die *Pupille*, umgrenzt.

Die Arbeitsweise des Auges wird gewöhnlich (und zu Recht) mit der einer einfachen Kamera verglichen. Der Hohlraum des Bulbus entspricht dem dunklen Inneren einer Box. Bei beiden konzentriert eine Linse das Licht genau auf eine lichtempfindliche Schicht an der Hinterwand. Die Iris des Auges ähnelt der gleichbenannten Blende der Kamera und reguliert die Größe der Öffnung, durch die das Licht eintritt.

Entwicklung des Auges

Die wichtigsten Teile des Auges gehen aus dem Ektoderm hervor (die Retina aus dem Neuroektoderm, die Linse aus der Epidermis). Die anderen Bauteile (Sclera, Choroida) entstehen aus Mesenchym (Abb. 363). Während sich das Neuralrohr schließt, wachsen jederseits aus dem Gebiet des Vorderhirns kugelige Augenbläschen aus, die durch ihren eingeschnürten proximalen Abschnitt, den Augenbecherstiel, mit dem Gehirn in Verbindung bleiben. Die äußere (vordere) Wand der Augenblase stülpt sich

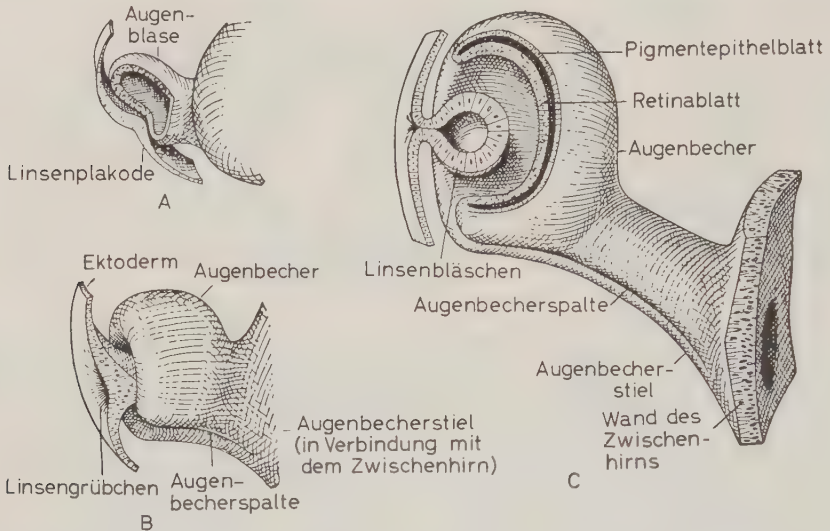


Abb. 363. Entwicklung des Augenbechers und der Linse bei einem menschlichen Embryo. (Aus AREY)

ein, und es entsteht jederseits ein doppelwandiger *Augenbecher* (in dem jedoch lange Zeit eine ventrale *Fissura choroidea* für den Eintritt der Blutgefäße bestehenbleiben kann). Das dickere, innere Blatt des Augenbechers wird zur *Sinnesepithelschicht* der Retina, das äußere Blatt zur *Pigmentepithelschicht*.

Wenn das Augenbläschen gegen die Körperoberfläche vorwächst, verdickt sich die darüberliegende Epidermis, und eine kugelige Masse epidermaler Zellen oder eine taschenförmig eingestülpte Platte, die sich zu einem Linsenbläschen abschnürt, senkt sich in die Öffnung des Augenbechers ein, um die Linse zu bilden. Bei vielen – aber nicht bei allen – Formen, bei denen die Augenbildung bisher experimentell untersucht wurde, erfolgt der Anstoß für die Linsenbildung durch die Annäherung des Augenbläschens an die Epidermis. Weitere Bauelemente des Bulbus liefert das Mesenchym. Zunächst umgibt eine primär vaskularisierte Mesenchymschicht das Pigmentepithelblatt des Augenbechers und bildet die Choroida. Ihr legt sich eine äußere Bindegewebsschicht auf, aus der sich Sclera und Cornea als geschlossene Kugel entwickeln.

Sclera und Cornea

Die *Sclera* ist eine feste Außenhülle, welche die Gestalt des Bulbus bewahrt und innerem oder äußerem Druck widersteht, der die Form des Bulbus zu verändern sucht. Bei den Cyclostomen einerseits und auf der anderen Seite bei den Säugern besteht sie ganz aus straffem Bindegewebe; bei den meisten anderen Gruppen wird sie

jedoch durch Knorpel- oder Knocheneinlagerungen verstärkt. Oft ist ein knorpeliger Becher ausgebildet, der bei einigen Vögeln verknöchert und den hinteren Abschnitt des Augapfels zum großen Teil umschließt. Einen weiteren Schutz kann dem Bulbus ein Skleralring aus Knochenplatten gewähren, der in der Sclera vor dem Äquator liegt (Abb. 364). Fossilfunde sprechen dafür, daß ein solcher Ring bei vielen primitiven Wirbeltieren vorhanden war. Er blieb jedoch nur bei Actinopterygiern, Reptilien und Vögeln erhalten. Ursprünglich, so scheint es, bestand er aus vier Platten; doch besitzen die rezenten Strahlflosser nur zwei, während Reptilien und Vögel eine viel größere Plattenzahl aufweisen.



Abb. 364. Schädel eines Adlers (*Aquila*) mit Skleralring in situ. (Aus EDINGER)

Der nach außen gerichtete, oberflächliche Abschnitt der äußeren Augenhaut bildet die durchsichtige *Cornea*, durch die das Licht in den Augapfel einfällt. Er verschmilzt bei allen Wirbeltieren oberhalb der Stufe der Cyclostomen mit der darüberliegenden Epidermis. Das mehrschichtige Plattenepithel der Cornea setzt sich am Rand der Hornhaut in das Epithel der *Conjunctiva* (Bindehaut) fort, die den freien, nicht in die Orbita eingeschlossenen Teil der Sclera und die Innenfläche der Lidfalten überzieht. Der Brechungsindex der Cornea – ihre Fähigkeit, die einfallenden Lichtstrahlen abzulenken – ist praktisch gleich dem des Wassers. Gegenüber der Luft wirkt die Cornea jedoch als Linse und nimmt der eigentlichen Linse einen (geringen) Teil ihrer Aufgabe der Scharfeinstellung ab. Die Bedeutung der Cornea wird durch die Tatsache erhellt, daß sich beim Menschen selbst geringe Unvollkommenheiten in der Krümmung der Cornea (Astigmatismus) sehr störend bemerkbar machen und eine optische Korrektur durch Brille oder Haftscheibe erfordern.

Choroidea

Die mittlere Augenhaut besitzt keinerlei Ähnlichkeit mit der Sclera; denn sie ist eine weiche, reich vaskularisierte Schicht, deren Gefäße die Blutversorgung des Pigmentepithels sowie der Stäbchen und Zapfen der Retina übernehmen. Pigmente in der Choroidea absorbieren den größten Teil des Lichtes, das die Retina durchdringt. Zusätzlich ist hier oft eine besondere, das Licht reflektierende Einrichtung, das *Tapetum lucidum*, vorhanden. Es ruft z. B. das geisterhafte Leuchten der Augen einer nächtlich streifenden Katze hervor, die von einem Autoscheinwerfer angeleuchtet wird. Das Tapetum besteht entweder aus einer Lage reflektierender Bindegewebsfasern oder aus einer Schicht platter Zellen, deren Plasma Guaninkristalle enthält (die auch in einigen Chromatophoren vorkommen, s. S. 161). Bei nächtlich lebenden Tieren oder bei Tiefseefischen wird diese Struktur dazu benutzt, die spärlichen Lichtstrahlen, die nach dem Durchtritt durch die Retina „verloren“ wären, zu „bewahren“, indem das Tapetum sie zur Retina zurücklenkt.

Iris

Dieser bei allen Vertebraten ausgebildete Teil des Auges entsteht durch eine Verbindung der modifizierten, dünneren Randgebiete sowohl der mittleren als auch der inneren Augenhaut. Beide verschmelzen und bilden gemeinsam eine pigmentierte Blende vor der Linse. Diese Blende reguliert die Größe der Pupille und bestimmt so

die Lichtmenge, die durch die Linse zur Retina gelangen kann. Die Iris ist bei den Vertebraten pigmentiert. Die Ausmaße der Iris sind bei einigen Fischen festgelegt, können sich jedoch – ebenso wie der dadurch vorgegebene Pupillendurchmesser – bei Vorwärts- oder Rückwärtsbewegungen der Linse ändern. Bei den Haien, einigen Teleosteen und bei den Tetrapoden ist dagegen in die Iris Muskelgewebe eingelagert (bei Reptilien und Vögeln quergestreifte Muskelfasern, bei Amphibien und Säugern glatte Muskelzellen, bei den Crocodiliern glatte und quergestreifte Muskulatur). In zirkulärer und radiärer Richtung angeordnete Muskelzellen und -fasern können als *M. sphincter* und als *M. dilatator pupillae* die Pupillenöffnung verkleinern oder erweitern. Wie eine Kamerablende wird die Pupille bei starker Beleuchtung verengt, so daß die einfallende Lichtmenge verringert wird, bei schwachem Licht dagegen weit geöffnet. Bei der Engerstellung der Pupille kommt es als wesentliche Nebenwirkung gleichzeitig zu einer Abblendung der Randstrahlen; das auf der Netzhaut entworfene Bild wird schärfer. Nächtlich lebende Tiere besitzen häufig eine spaltförmige Pupille, die sich bei starkem Lichteinfall schnell schlitzartig verengen läßt. Die Muskulatur der Iris entsteht im Augenbecherrand, stammt also aus dem Neuroektoderm. Obwohl Muskelgewebe gewöhnlich mesodermaler Herkunft ist, besitzen die Muskelzellen bzw. -fasern in der Iris strukturell und funktionell alle Kennzeichen des entsprechenden Muskelgewebes.

Linse und Akkommodation

Bei den Tetrapoden werden die Lichtstrahlen durch die Cornea gebeugt, die infolgedessen einen großen Teil der Lichtbrechung übernimmt, während die Linse vor allem die „Feineinstellung“ durchführt. Bei den Fischen funktioniert die Cornea nicht in dieser Weise, die Lichtstrahlen werden ausschließlich von der Linse selbst gebrochen. Aus diesem Grunde besitzt die Linse bei Fischen Kugelgestalt und liegt weit vorn im Bulbus. Die Linse erhält dadurch eine maximale Brechkraft und ist weit genug von der Retina entfernt, so daß auf ihr ein „scharfes Bild“ entstehen kann. Bei den Tetrapoden ist die Linse viel weniger abgerundet und liegt nicht so weit vorn im Augapfel. Sie wird von länglichen Fasern gebildet, die aus Zellen entstehen und in einem komplizierten Schichtenmuster angeordnet sind. Die Linse ist völlig transparent, besitzt eine bestimmte „Eigenform“ und leistet bei niederen Vertebraten einer Verformung Widerstand. Bei Cyclostomen ist die Linse peripher nicht angeheftet und wird allein durch den Druck, den der Glaskörper hinten und die Cornea vorn ausüben, in ihrer Lage gehalten. Bei allen anderen Vertebraten ist peripher ein Aufhängeapparat ausgebildet, eine *Zonula*, die entweder aus einer Membran oder einer Reihe radiär angeordneter Fasern besteht.

Wie jeder Benutzer einer Kamera weiß, ist es unmöglich, verschieden weit entfernte Gegenstände scharf abzubilden, wenn nicht das optische System jeweils so eingestellt wird, daß die Bildebene mit der Ebene der Mattscheibe zusammenfällt. Eine solche Justierung wird beim Auge als *Akkommodation* bezeichnet. Die Augen der meisten Wirbeltiere sind zur Akkommodation fähig, jedoch wird sie merkwürdigerweise bei fast jeder großen Gruppe auf eine andere Art durchgeführt. Dies spricht für die Wahrscheinlichkeit, daß die Fähigkeit zur Akkommodation nicht eine Eigenschaft des primitiven Wirbeltierauges darstellt und daß die verschiedenen Wirbeltiergruppen diese Fähigkeit unabhängig voneinander entwickelt haben. Die verwirklichten Möglichkeiten können grob in folgender Weise klassifiziert werden:

- (a) Die Linse wird zur Akkommodation bewegt:
 - (1) „Ruhe“position für Nahesehen. Verschiebung nach rückwärts für die Abbildung weiter entfernter Gegenstände (Neunaugen, Teleosteer);

- (2) „Ruhe“position für das Sehen in die Ferne. Vorwärtsbewegungen der Linse für die Betrachtung näher gelegener Objekte (Elasmobranchier, Amphibien).
 (b) Die Form der Linse wird zur Akkommodation verformt:
 „Normale“ Form der Linse für das Sehen in die Ferne. Abrundung und Vergrößerung des antero-posterioren Durchmessers der Linse für das Nahesehen (Amnioten).

Es ist nicht möglich, auf einem begrenzten Raum eine Darstellung der verschiedenartigen Spezialkonstruktionen der Muskulatur zu geben, die für diese Akkommodationstypen entwickelt wurden. Die Verlagerung der Linse nach vorwärts oder rückwärts geschieht durch verschieden angeordnete Muskeln. Bei Sauropsiden und Säugern erfolgt die Abrundung der Linse auf differente Weise. Bei Reptilien und Vögeln drückt ein von den Ciliarfortsätzen gebildetes Polster gegen den Linsenäquator, so daß die Linse mehr eine Kugelgestalt annimmt. Bei den Mammalia ist die Linse durch die Zonulafasern am Ciliarkörper und an der Pars ciliaris retinae aufgehängt (Abb. 365). Durch Verkürzung oder Erschlaffung des Ciliarmuskels (einem kompliziert gestalteten Muskelsystem) wird der Ring, den der Ciliarkörper um die Linse bildet und an dem die Zonulafasern verankert sind, enger oder weiter gestellt. Die Zonulafasern erschlaffen bei der Kontraktion des Ciliarmuskels, die Linse kann aufgrund ihrer Eigenelastizität mehr Kugelgestalt annehmen. Ihre Brechkraft wird erhöht, das Auge ist auf die Nähe eingestellt. Erschlafft der Ciliarmuskel, dann erweitert sich der vom Ciliarkörper gebildete Ring, das Aufhängeband der Linse wird angespannt. Die am Linsenäquator angehefteten Zonulafasern üben einen Zug auf die Linse aus, die sich abplattet. Ihre Brechkraft ist vermindert, das Auge ist auf das Sehen in die Ferne akkommodiert. Der Akkommodationsmechanismus der Amnioten ist nur so lange wirksam, wie die Linse ihre Elastizität behält. Beim Menschen wird sie mit zunehmendem Alter starrer, und die Akkommodationsfähigkeit wird geringer. Ein alter Mensch kann ohne Brille – wenn überhaupt – ein Buch nur auf Armeslänge lesen, er ist weitsichtig.

Binnenräume des Bulbus

Ein großer Teil des Augapfels ist – funktionell gesehen – lediglich ein leerer Raum, der nur mit einer Flüssigkeit gefüllt sein muß, welche die einfallenden Lichtstrahlen nicht absorbiert, reflektiert oder zerstreut. Den Hauptraum des Augapfels – zwischen Linse

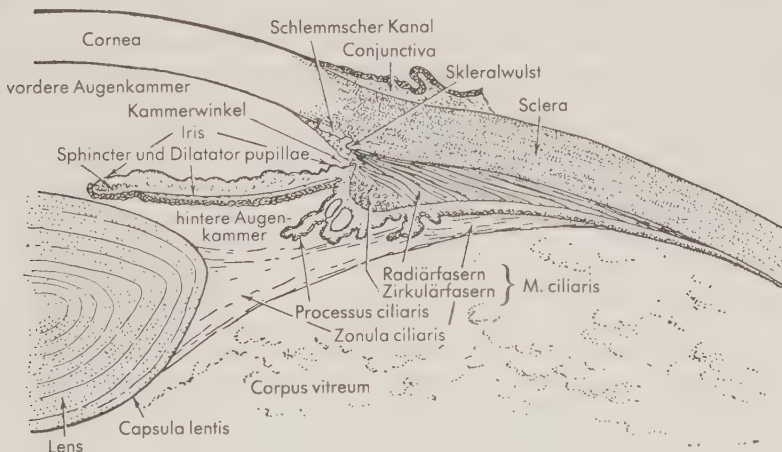


Abb. 365. Schnitt durch das vordere Segment des menschlichen Auges. (Aus FULTON)

und Retina – nimmt der dickflüssige, gallertige *Glaskörper*, *Corpus vitreum*, ein. Die Flüssigkeit in der vorderen und der hinteren Augenkammer bezeichnen wir als *Humor aquaeus*, *Kammerwasser*. Die *vordere Augenkammer* wird von Cornea, Iris und Linse begrenzt; die *hintere Augenkammer* ist nicht, wie man denken möchte, der Glaskörperraum, sondern der relativ schmale Raum zwischen Iris, Linse und Glaskörper (Abb. 365). Bei manchen Formen ragen Vorsprünge in den Glaskörperraum. Den *Proc. falciformis* des Teleosterauges (Abb. 361 D, S. 446) haben wir bereits erwähnt. Bei den Reptilien springt an der Austrittsstelle des N. opticus ein pigmentierter, außerordentlich gefäßreicher Zapfen, *Papillarkegel* (Conus oder Proc. papillaris) vor, von dem aus wahrscheinlich Nährstoffe zur Retina durch den Glaskörper diffundieren. Dem kammartigen *Pecten*, einer charakteristischen Bildung des Vogel- auges (Abb. 361 B), werden ebenfalls nutritive Aufgaben (evtl. auch O₂-Zufuhr) zugeschrieben. Ferner ist angenommen worden, daß der „Schatten“ des Pecten, der auf die Retina fällt, als eine Art Gitterraster wirkt. Er soll den Vogel in die Lage versetzen, kleine oder entfernte, sich bewegende Objekte leichter zu erkennen, da ihr Bild sich von der einen Komponente dieses Gitters zur anderen verschiebt.

Retina

Alle anderen Teile des Auges sind in ihrer Bedeutung der *Retina* untergeordnet; sie haben lediglich dafür Sorge zu tragen, daß die einfallenden Lichtstrahlen auf der Netzhaut ein scharfes Bild erzeugen. Die Perzeption des Reizes und die Weiterleitung der Erregung zum Gehirn übernehmen die Elemente der Retina. Nach Abschluß der Organogenese liegen die beiden Blätter des Augenbeckers einander eng an. Das Pigmentepithel bildet eine dünne, einschichtige Zelllage. Die komplizierten sensorischen und nervösen Mechanismen der Retina spielen sich alle an dem inneren Blatt, der Sinnesepithelschicht der Retina, ab. Die Netzhautstruktur variiert in ihrem Feinbau von Form zu Form und beim gleichen Individuum von einem Retinabezirk zum anderen. Häufig finden wir jedoch ein Schnittbild der Retina, das generell mit der Darstellung in Abb. 366 übereinstimmt. An das *Pigmentepithel* (dem außen die Choroidea anliegt) schließt sich nach innen eine Zone mit einer senkrechten Streifenzeichnung an. Einwärts folgen drei Schichten, die kreisförmige oder ovale Strukturen – als Zellkerne erkennbar – enthalten. Geeignete Färbungen enthüllen den Aufbau dieser drei Schichten. Die streifige Zone enthält die Fortsätze der lichtperzipierenden Zellen, die spindelförmigen Stäbchen und die plumperen Zapfen. In der äußeren Kernlage finden wir die kernhaltigen Abschnitte dieser Neuroepithelzellen (*äußere Körnerschicht*). Die folgende Schicht, die *innere Körnerschicht*, besteht aus *bipolaren Zellen*, welche die Impulse von den Stäbchen und Zapfen zu dem dritten Neuron in der Ganglienzellschicht leiten, und aus akzessorischen Nervenzellen. Nach innen schließen sich als dritte Schicht die Ganglienzellen an, welche die Erregung von den bipolaren Elementen aufnehmen und ihre Fortsätze als Fasern des N. opticus (wo sie eine Markscheide erhalten) zum Gehirn senden.

Stäbchen und *Zapfen*, deren Namen sich von ihrer typischen Gestalt ableiten, sind die tatsächlichen Photorezeptoren. Jede Zelle besitzt ein sensibles Außenglied, das in die Pigmentepithelschicht hineinreicht, einen verdickten Abschnitt und ein basales Teilstück, das den Kern enthält. Man wird immer wieder durch die Tatsache beeindruckt, daß Stäbchen- und Zapfenzellen in der Wirbeltiernetzhaut in die „falsche Richtung“ weisen. In einer „vernunftgemäß“ konstruierten Retina sollten ihre Fortsätze nicht von der Lichtquelle weg, sondern auf sie zu gerichtet sein. Einige Evertebratenaugen (z. B. bei Tintenfischen) sind so konstruiert, jedoch nicht die der Wirbeltiere. Dieser abweichende Konstruktionstyp (*inverses Auge*) resultiert daraus,

daß sich die Zellen der späteren Retina, in der Phylogenese, am Boden eines Hirnventrikels mit ihren perzipierenden Fortsätzen nach einwärts (und aufwärts) orientierten, um das Licht aufzufangen, das in den durchsichtigen Körper eines primitiven Chordaten von oben eindrang. (Solche Zellen sind im Rückenmark von *Amphioxus* vorhanden.) Als sie in die ausgestülpten Augenbläschen umgelagert

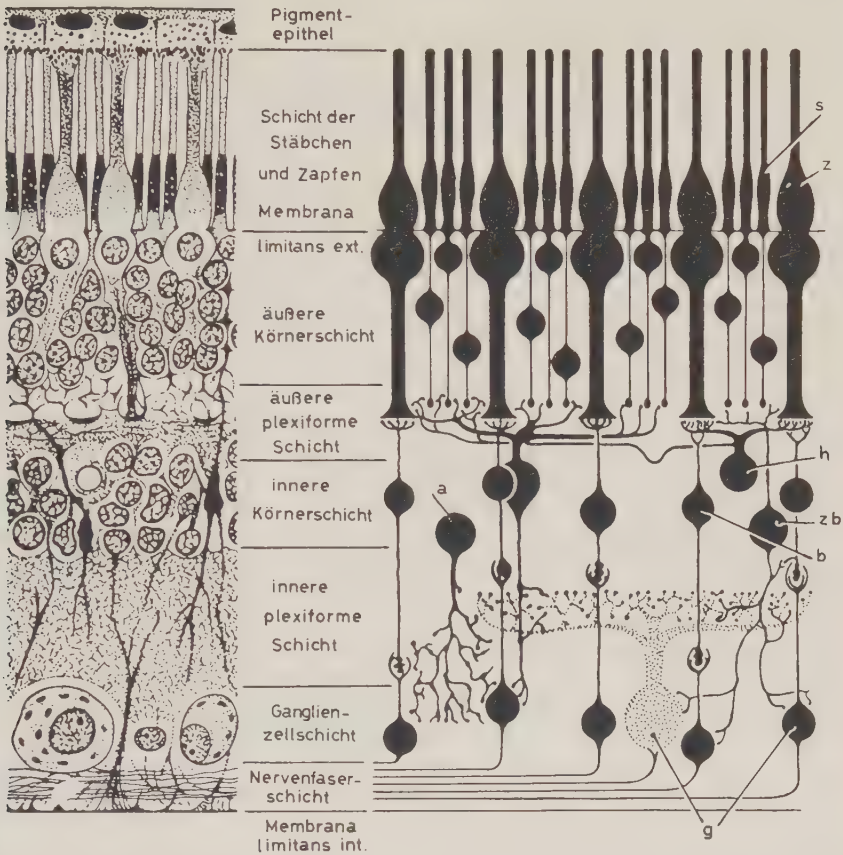


Abb. 366. Links: Senkrechter Schnitt durch die Netzhaut eines Säugers. Rechts: Schematische Darstellung der Neuronenketten in der Netzhaut (Darstellung der Nervenzellen und -fortsätze durch Silberimprägnation). Die Funktion der amakrinen Zellen (a) und der Horizontalzellen (h), die dem Assoziationsapparat der Retina zugerechnet werden, ist im einzelnen noch nicht näher bekannt. Abk.: b Bipolare Zelle, die nur mit einem Zapfen verbunden ist; g Ganglienzellen; s Stäbchen; z Zapfen; zb bipolare Zelle, die mit einer Reihe von Stäbchen in Verbindung steht. (Aus WALLS, zum Teil nach POLYAK)

wurden, behielten diese Zellen einfach ihre ursprüngliche Ausrichtung bei. Die Lichtperzeption sowohl in den Stäbchen als auch in den Zapfen scheint durch einen plötzlichen Zusammenbruch der Moleküle der lichtempfindlichen Substanz der Zellen (in den Stäbchen der Landwirbeltiere und vieler mariner Fische: der Sehpurpur = *Rhodopsin*, bei Neunaugen, Süßwasserfischen und Amphibienlarven: das *Porphyropsin*; in den Zapfen: die Zapfensehstoffe *Jodopsin* und *Cyanopsin*) veranlaßt, sobald ein

Lichtstrahl „zündet“. Die Sehstoffe sind von bläulicher bis purpurner Farbe und stellen dem Vitamin A verwandte Verbindungen dar.

Stäbchen und Zapfen weisen einen deutlichen Funktionsunterschied auf, den wir sogar z. T. an unseren eigenen Augen feststellen können. Die Zapfen liegen im Zentrum der Netzhaut, die Stäbchen vornehmlich in der Peripherie. (1) Stäbchen sind bei schwachem Licht wirksam: *Dämmerungssehen*; Zapfen dagegen nur bei guter Beleuchtung: *Tagessehen*. Bei Nacht kann man oft das Schimmern eines schwachen Sternes am Rand des Gesichtsfeldes erkennen, doch den Stern nicht mehr sehen, wenn man ihn direkt anblickt. (2) Zapfen geben (als Gruppe) die Einzelheiten gut wieder, Stäbchen vermitteln dagegen ein weniger scharfes Bild. Für das scharfe Sehen fixieren wir das zapfentragende Zentrum der Netzhaut, die *Area centralis*, auf das Objekt. (3) Zapfen geben Farben wieder, Stäbchen nur Schwarz-Weiß-Effekte. In unserem eigenen Gesichtsfeld sind periphere Objekte grau und farblos.

Wir wissen nichts über die Gründe für die unterschiedliche „Empfindlichkeitsschwelle“ von Stäbchen und Zapfen für die Lichtstrahlen. Die Ursachen für die Differenzen in der Perzeption von Einzelheiten sind unten aufgezeigt. Was das Farbsehen betrifft, so haben zwar Schildkröten und Vögel verschiedenfarbige Ölkugeln in ihren Zapfen, die als Filter wirken und so die Perzeption verschiedener Farben ermöglichen können, doch scheinen bei anderen Wirbeltieren alle Zapfenzellen gleichartig strukturiert; auch hier können wir nicht „erklären“, wie das System arbeitet.

Die Verteilung der Stäbchen und Zapfen ist bei den verschiedenen Wirbeltiergruppen sehr unterschiedlich. Im allgemeinen haben nächtlich lebende Formen oder Tiefseefische hauptsächlich Stäbchen in der Retina. Tagesaktive und an der Oberfläche lebende Tiere besitzen einen mehr oder minder großen Prozentsatz von Zapfen; aber im allgemeinen sind die Zapfen relativ selten, und eine Farbenempfindlichkeit gleich der unseren ist nur für verhältnismäßig wenige Vertebraten wahrscheinlich. (Zum Farbsehen befähigt sind viele Teleostee, viele Reptilien und die meisten Vögel, aber nur relativ wenige Säugetiere. Die besondere Farbtüchtigkeit höherer Primaten ist unter den Mammalia eine Ausnahme.) Bei einem „durchschnittlichen“ Wirbeltier macht der Anteil der Zapfen nicht mehr als 5 Prozent aller Photorezeptoren aus.

Stäbchen und Zapfen können an sich in jedem Retinaabschnitt ausgebildet sein. Wenn jedoch Zapfen vorhanden sind, so liegen sie vor allem in einer *Area centralis* an der Hinterfläche der Retina konzentriert, wo Stäbchen fehlen. (Beim Menschen ist hier eine kleine Vertiefung in der Netzhaut, da die darüberliegenden Schichten der zweiten und der dritten Neurone fehlen: *Fovea centralis*.) Bei vielen Vögeln und bei einigen Eidechsen sind seltsamerweise zwei *Areae centrales* ausgebildet, eine im Zentrum und eine nach dem hinteren (äußeren) Rand der Retina zu gelegen. Das Vogelauge ist normalerweise seitwärts gerichtet und die erstgenannte *Area centralis* ist dem seitlichen Gesichtsfeld zugewandt. Beim Flug muß der Vogel vor allem nach vorn blicken können. Die laterale *Area centralis* macht es jedem Auge möglich, Einzelheiten im vorderen Gesichtsfeld zu erkennen.

Auf die Schicht der Stäbchen und Zapfen folgt nach innen die Schicht der *bipolaren Nervenzellen*, die auf der einen Seite Impulse von Stäbchen und Zapfen aufnehmen und sie an der anderen Seite zur dritten Zellschicht, den *Ganglienzellen*, weiterleiten, deren Neurite den N. opticus bilden. Oftmals ist eine Zapfenzelle allein mit einer bestimmten bipolaren Zelle verbunden, und nur eine Bipolare verbindet sich mit einer weiterleitenden Ganglienzelle. So kann eine solche Zapfenzelle eine individuelle Leitungsbahn zum N. opticus und zum Gehirn haben. Im Gegensatz dazu werden Erregungen von einer beträchtlichen Anzahl Stäbchen zu ein- und derselben bipolaren Zelle geleitet; infolgedessen erhält das Gehirn keine Information darüber, welches Stäbchen dieser Gruppe gereizt wurde. Daraus erklärt sich die fehlende Präzision beim Stäbchensehen gegenüber dem Zapfensehen der *Area centralis*.

Nervus opticus

Wenngleich das Nervensystem erst im folgenden Kapitel behandelt wird, so wollen wir doch schon an dieser Stelle die zentralen Verbindungen des Auges im Hinblick auf das Sehen besprechen. Die Ganglienzellen, die an der inneren Oberfläche der Netzhaut gelegen sind, entsenden lange Fortsätze, die einer nahe dem Zentrum der Retina gelegenen Stelle, der Papilla n. optici, zustreben, hier in die Tiefe treten (wobei infolge des Fehlens von Stäbchen und Zapfen ein „*blinder Fleck*“ entsteht) und längs des Augenstiels als N. opticus zum Gehirn verlaufen. Obwohl der **Opticus** gewöhnlich als Nerv bezeichnet wird, so müssen wir doch darauf hinweisen, daß er – **da die Retina entwicklungsgeschichtlich eigentlich einen Hirnteil darstellt – strenggenommen nicht als echter Hirnnerv, sondern als Faserzug anzusehen ist, der zwei Hirnabschnitte verbindet.**

Die beiden Nn. optici bilden an der Basis des Zwischenhirns das X-förmige *Chiasma opticum* (Abb. 367). Hier kreuzen bei den meisten Vertebraten fast alle Fasern des rechten N. opticus zur linken Hirnseite und umgekehrt. Wir bezeichnen eine derartige Faserkreuzung auch als *Decussatio*. Bei den meisten Wirbeltierklassen verlaufen die beiden Faserzüge nach aufwärts und rückwärts zu Zentren im Mittelhirndach, zum Tectum. Bei den Säugern wird statt dessen die überwiegende Mehrheit der Erregungen bestimmten Arealen der grauen Substanz der Hirnrinde, der Sehrinde, zugeleitet.

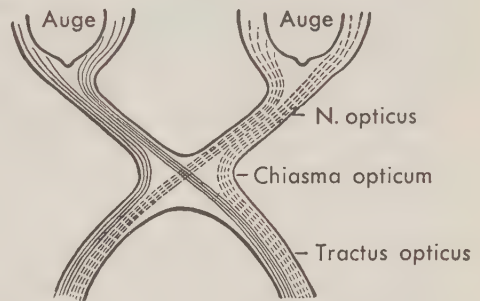


Abb. 367. Chiasma opticum bei einem Säuger, bei dem die Fähigkeit zu stereoskopischem Sehen gut ausgebildet ist. Alle Fasern aus der korrespondierenden Hälfte beider Augen verlaufen zur gleichen Hemisphäre. (Aus AREY)

Bei einer Vielzahl von Wirbeltieren sind die Augen direkt seitwärts gerichtet, die beiden Gesichtsfelder nahezu getrennt. Das Gehirn baut zwei verschiedene Bilder zweier getrennter Ansichten auf. Bei einer Anzahl höherer Formen jedoch – wie den Raubvögeln und vielen Säugern – sind die Augen nach vorn gewendet; die beiden Gesichtsfelder überdecken sich teilweise, und die beiden dem Gehirn übermittelten Eindrücke sind mehr oder minder gleichartig. In diesen Fällen scheint es unnötig, daß im Gehirn Doppelbilder entstehen. Dennoch ist dies, soweit sich bisher nachweisen ließ, bei allen Nichtsäugern der Fall, ohne Rücksicht darauf, wie stark sich die Gesichtsfelder überdecken.

Bei den Säugern jedoch kommt es zum **stereoskopischen Sehen**. Die beiden Felder werden im Gehirn übereinanderprojiziert. Diese Tiere können (wie auch der Mensch) aus geringen Differenzen in dem Blickwinkel beider Augen eine Vorstellung von der räumlichen Tiefe und der dreidimensionalen Gestalt eines Gegenstandes gewinnen, was auf andere Weise unmöglich zu erlangen ist. **Mit dieser Neuentwicklung ist eine unvollkommene Überkreuzung am Chiasma verbunden.** Bei den Säugern – und nur bei den Säugern – ziehen aus den Arealen beider Retinae, welche die gleichen Objekte sehen, Fasern für die sich überdeckenden Teile des Gesichtsfeldes zur gleichen Seite des Gehirns. Infolgedessen kreuzen bestimmte Faserzüge eines jeden N. opticus nicht, sondern wenden sich am Chiasma in einem rechten Winkel seitwärts und begleiten die entsprechenden Faserzüge, die aus dem Auge der Gegenseite kommen. Beim Men-

schen z. B., wo sich die Gesichtsfelder nahezu vollständig überdecken, treten praktisch alle Fasern der linken Hälften beider Retinae zur linken Seite des Gehirns und jene von den rechten Hälften zur rechten Hemisphäre (Abb. 367). Als Ergebnis bauen die Sehrinden jeder Großhirnhemisphäre je ein Halbbild des gesamten Gesichtsfeldes auf, das gewissermaßen „doppelt belichtet“ wird. Durch komplizierte Zwischenverbindungen beider Hemisphären werden die beiden Hälften zusammengefügt und treten als ein einziges stereoskopisches Bild in das Bewußtsein.

Hilfsapparate des Auges

Wir haben früher die äußeren (quergestreiften) Augenmuskeln beschrieben, die den Augapfel bewegen. Andere äußere Hilfsapparate übernehmen hauptsächlich den Schutz und die Pflege der äußeren Oberfläche des Bulbus. Mit Ausnahme einiger Haie sind bei Fischen Augenlider kaum entwickelt. Sie werden jedoch in der einen oder anderen Weise bei allen Tetrapoden ausgebildet. Eine trockene Cornea würde trüb werden, und der in gewissen zeitlichen Intervallen erfolgende Lidschluß befeuchtet und reinigt die Corneaoberfläche. Ober- und Unterlid sind hier stets vorhanden und im allgemeinen undurchsichtig. Bei den meisten Gruppen tritt das Unterlid stärker hervor, bei den Säugern (und den Crocodiliern) ist jedoch das Umgekehrte der Fall. Bei Reptilien und Vögeln allgemein und bei vielen Säugern ist ein drittes Augenlid vorhanden, die *Nickhaut* (*Membrana nictitans*), eine durchsichtige Hautfalte, die tiefer liegt als die beiden Augenlider und vom vorderen (bzw. medialen) zum hinteren Lidwinkel über die Cornea gezogen wird.

Ursprünglich waren im Bereich der Augenlider keine Muskeln vorhanden, und verschiedene Mechanismen wurden entwickelt, um die Augenlider zu bewegen. In einigen Fällen erfolgt bei niederen Tetrapoden ihre Bewegung passiv. Je nachdem, ob der Bulbus vor- oder rückgezogen wird, öffnet oder schließt sich die Lidspalte. In anderen Fällen ziehen Faserbündel von den äußeren Augenmuskeln nach vorn, um die Augenlider zu bewegen. Bei den Säugern bildet die Facialismuskulatur, die sich nach vorn über den Kopf ausgebreitet hat, zusätzlich zum Lidheber (der von den äußeren Augenmuskeln abgeleitet ist) einen Muskelring um die Lidöffnung, der als Schließmuskel wirkt (Abb. 213, S.288). Bei Schlangen und einigen Eidechsen entsteht oberflächlich zur Cornea eine zusätzliche, das Auge bedeckende, transparente Kapsel, eine sogenannte *Brille*. Sie kommt durch die Verwachsung von Ober- und Unterlid zustande und verleiht den Schlangen einen starren Blick, da der Lidschlag fehlt.

Bei terrestrischen Vertebraten haben sich *Tränendrüsen*, *Glandulae lacrimales*, entwickelt, die eine salzige Flüssigkeit produzieren, welche die Cornea anfeuchtet. Bei primitiven Formen, wie z. B. den Urodelen, findet sich eine Reihe kleiner Drüsen längs der Innenseite des Unterlides. Bei Anuren, Reptilien und Vögeln sind dagegen die Drüsen mehr am vorderen (medialen) Lidwinkel konzentriert, *Hardersche Drüse*. Sie liefert im Vergleich zur eigentlichen Tränendrüse, die typischerweise am hinteren (äußeren) Lidwinkel liegt und bei den genannten Gruppen oft schwach entwickelt ist oder fehlt, ein mehr öliges, fettiges Sekret. Bei den Säugetieren ist die Hardersche Drüse selten. Die Tränendrüse liegt charakteristischerweise in der Nähe des hinteren Lidwinkels, etwas weiter vom Augapfel entfernt als bei den Vögeln und im Gegensatz zu den Säuropsiden mehr im Bereich des Oberlids. Bei allen Tetrapoden (mit Ausnahme der Schildkröten, wo er sekundär verloren ging) leitet ein *Tränennasengang* (*Ductus nasolacimalis*) überschüssige Tränenflüssigkeit vom vorderen (inneren) Lidwinkel zur Nasenhöhle ab, wo sie mithilft, die Nasenschleimhaut anzufeuchten. Bei Eidechsen und Schlangen mündet der Tränennasengang in das Jakobsonsche Organ, die Tränenflüssigkeit gelangt aus der Nasen- in die Mundhöhle und mischt sich dem Speichel bei.

Mediane (unpaare) Augen

Ancestrale Wirbeltiere besaßen ein drittes Auge, das in der Mitte des Vorderkopfes gelegen und nach oben gerichtet war. Bei den ältesten Ostracodermen (s. Abb. 19 A, S. 50) ist eine Grube, die anscheinend ein solches Auge enthielt, stets vorhanden und oft sehr auffällig. Sie ist allerdings immer viel kleiner als die Höhlen der paarigen Augen. Dieses mediane Auge war ganz allgemein bei den Placodermen und bei Vertretern aller großer Gruppen der Knochenfische des Devons, speziell der *Crossopterygier* (Abb. 169, S.231) ausgebildet. Ferner finden wir es bei allen älteren Landwirbeltieren – den meisten altertümlichen Amphibien und den paläozoischen

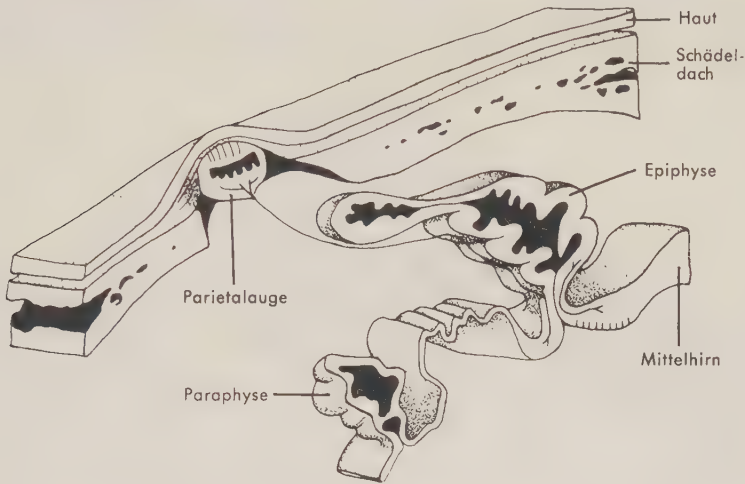


Abb. 368. Parietalaugen und Pinealorgan bei einer Eidechse. Parietalorgan (Parietalaugen) und Pinealorgan (Epiphysis cerebri) sind dorsale Aussackungen des Zwischenhirns, die bei verschiedenen Wirbeltieren Medianaugen bilden können. Die Paraphysis cerebri entsteht ebenfalls am Zwischenhirndach, ist jedoch nicht augenähnlich ausgebildet. Bei einigen Eidechsen und bei *Sphenodon* liegt das Parietalorgan im Foramen parietale des Schädeldaches und besitzt eine zur Oberfläche gerichtete linsenähnliche Epithelschicht und einen retina-ähnlichen basalen Anteil. Ein dünner Nerv verbindet das Organ mit dem Zwischenhirndach. (Nach WURTMAN, AXELROD and KELLY)

Reptilien einschließlich der säugerähnlichen Reptilien (Abb. 176 A, B, S. 237; 185 A, S. 246; 186 A, S. 247). In der Trias scheint dieses zusätzliche Sehorgan dagegen allmählich „aus der Mode gekommen“ zu sein. Heute sind mediane Augen nur bei Neunaugen einerseits und andererseits bei *Sphenodon* und einigen Eidechsen gut ausgebildet (Abb. 368; 416, S. 515). Sie werden von der Haut überdeckt und vermögen wenig mehr als das Vorhandensein oder Fehlen von Licht zu registrieren, obwohl Miniaturcornea, Linse und Retina entwickelt sein können.

Wie die Seitenaugen sind auch die Medianaugen Derivate des Zwischenhirns. In ihrer Evolutionsgeschichte gibt es jedoch eine merkwürdige Komplikation: Medianauge und Medianaugen – so scheint es – sind nicht unbedingt dasselbe, sondern können von zwei dorsalen Aussackungen des Zwischenhirndaches, dem Parietalorgan (Parapinealorgan) und dem Pinealorgan gebildet werden. Beide entwickeln Augenstrukturen beim Neunaugen; bei *Sphenodon* und Eidechsen tritt nur das Parietalorgan als Parietalaugen auf. Die Lage des Organs deutet an, daß möglicherweise die entfernten Vorfahren der Wirbeltiere sowohl paarige Dorsalaugen als auch paarige Seitenaugen besaßen. Trotz des Funktionsverlustes als Lichtsinnesorgan persistiert das Pinealor-

gan bei höheren Vertebraten als „Drüse“: *Epiphysis cerebri*. Vermutlich ist sie eine endokrine Drüse und produziert das die Pigmentierung hemmende Hormon *Melatonin*.

Seitenorgane

Ein hochentwickeltes Sinnessystem von einem bei Landbewohnern ganz unbekannten Typ sind die *Seitenorgane (Lateralisorgane)* (Abb. 369–371), die bei Fischen und aquatilen Amphibien sowie Amphibienlarven gefunden werden. Die Rezeptoren sind Gruppen sensibler Zellen, die *Neuromasten*, die weiter unten beschrieben werden. Sie liegen im allgemeinen längs einer Reihe von Kanälen oder Rinnen an Kopf und Körper. Ein Hauptelement des Systems ist die *Seitenlinie* (im engeren Sinne) – ein Längskanal an jeder Seite der Rumpf- und Schwanzregion. Er setzt sich auf den Kopf



Abb. 369. Seitenorgane eines Fisches. A Teil des Seitenkanals eines Barsches (*Perca*) mit drei Öffnungen zur Oberfläche und drei Neuromasten; B einzelner Neuromast. Die Sinneszellen tragen haarähnliche Fortsätze, die in eine flexible, gallertige Cupula hineinragen (vgl. Abb. 373, S. 462). (Nach GOODRICH and YAPP)

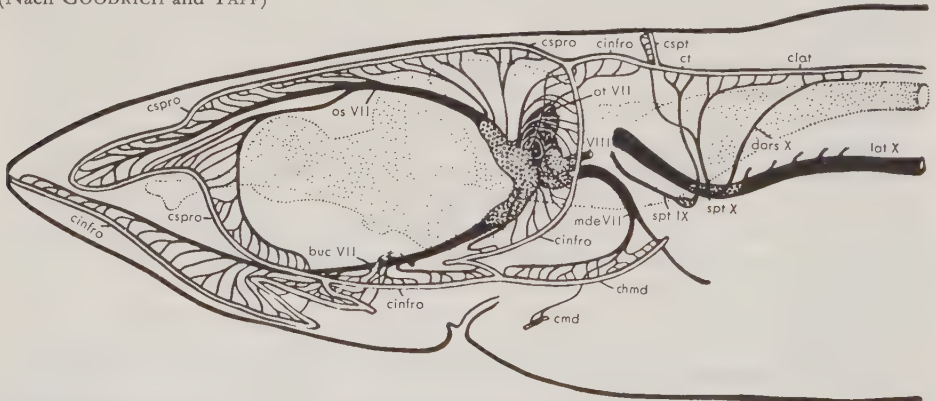


Abb. 370. Seitenkanäle (doppelt konturiert) und zugehörige Nerven (schwarz) in der Kopfregion eines Haies (linke Seite). Isolierte Neuromasten sind nicht dargestellt. Abk.: buc VII R. buccalis n. VII; chmd Canalis hyomandibularis; cinfro Canalis infraorbitalis; clat Canalis lateralis; cmd Canalis mandibularis; cspro Canalis supraorbitalis; cspt Canalis supratemporalis (oder occipitalis); ct Canalis temporalis; dors X R. dorsalis n. X; lat X R. lateralis n. X; mde VII R. mandibularis ext. n. VII; os VII R. ophthalmicus superf. n. VII; ot VII R. oticus n. VII; spt IX R. supratemporalis n. IX; spt X R. supratemporalis n. X. Gehirn punktiert, Hirnnervenganglien durch kleine Kreise markiert. (Aus NORRIS and HUGHES)

fort, wo ähnliche Kanäle ein kompliziertes Muster bilden. Typischerweise verlaufen Zweige über und unter den Orbitae sowie abwärts am Unterkiefer nach vorn. Bei Fischen können am Kopf auch isolierte Neuromasten, sogenannte *Grubenorgane*, ausgebildet sein. Bei rezenten Amphibien, soweit sie Seitenorgane besitzen, sind die Neuromasten am Kopf diskontinuierlich angeordnet, typische Längsreihen finden sich nur am Rumpf. Die Kanäle, in denen die Sinnesorgane im allgemeinen eingeschlossen sind, entsenden in gewissen Abständen kleine Röhrchen an die Oberfläche (Abb. 369 A). Bei einigen Fischen treten offene Gruben an die Stelle der Kanäle.

Die Sinnesorgane des Lateralissystems sind die Endhügel, *Neuromasten* (Abb. 369 B). Sie bestehen aus Zellgruppen, die viel Ähnlichkeit mit Geschmacksknospen haben. Jede der länglichen Sinneszellen besitzt einen haarähnlichen Fortsatz. Die Sinneshaare ragen mit ihrer Spitze in eine gallertige Masse, die von den Neuromastenzellen sezerniert und als *Cupula* bezeichnet wird.

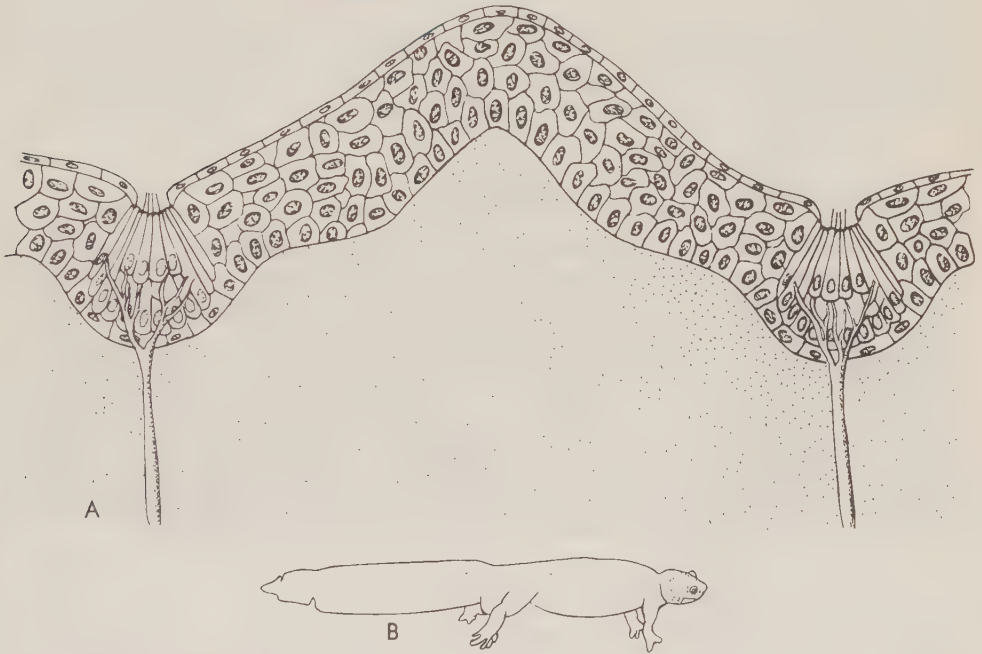


Abb. 371. Seitenorgane bei Amphibien. A Zwei Neuromasten in der Haut des (wasserlebenden) Krallenfrosches, *Xenopus*; B Anordnung der Seitenorgane bei einem Rippenmolch, *Pleurodeles*. Die Neuromasten liegen hier nicht in Kanäle eingeschlossen, sondern als getrennte Organe in der Haut, wo sie vorzugsweise Längsreihen an Kopf und Rumpf bilden. (Nach MURRAY and ESCHER)

Da uns einigermaßen vergleichbare Organe fehlen (ausgenommen, wie wir sehen werden, im Innenohr), ist die Art der registrierten Empfindungen für uns schwer zu bestimmen. Es scheint, daß die Lateralisorgane – über eine Bewegung der Cupula und eine daraus folgende Abbiegung der Sinneshaare – auf Wasserbewegungen oder Strömungsänderungen ansprechen. Dem Fisch wird somit eine gewisse Orientierung im Wasser ermöglicht, wo sichtbare Wegzeichen selten vorhanden sind.

Die Neuromasten und ihre Nervenzellen stammen – wie auch andere nervöse Strukturen – ontogenetisch von bauplanmäßig festgelegten seitlichen Epidermisverdickungen, den *Plakoden*, ab, und zwar speziell aus der *Dorsolateralplakode*, die auch die Anlage des Labyrinthorgans liefert. Die Neurone des Seitenliniensystems treten

früh zu drei Branchialnerven (Nn. V, VII, X) in Verbindung. Die Nervenfasern zu den Neuromasten, *Rr. laterales*, verlaufen am Kopf mit Ästen der Nn. V und VII, die Nerven für die Seitenorgane der Rumpfregeion über den N. X.

Obwohl Lateralisorgane bei Amphibienlarven und aquatilen Amphibien ausgebildet sind (Abb. 371), gingen sie anscheinend bei den frühen Reptilien verloren. Viele Reptilien und manche Säugetiere sind zu einer aquatilen Lebensweise zurückgekehrt, doch haben sie ein Lateralissystem – einmal verloren – nicht wiedererlangt.

Die *Lorenzinischen Ampullen* sind schlauchförmige Aussackungen mit kolbenförmigen Sinneszellen am Kopf der Elasmobranchier. Die Röhrchen sind mit Gallerte gefüllt. Obwohl sie in ihrer ontogenetischen (und möglicherweise auch stammesgeschichtlichen) Entstehung dem Lateralissystem verwandt sind, unterscheiden sie sich im Feinbau und wahrscheinlich auch in der Funktion. Möglicherweise perzipieren sie, wie das eigentliche Lateralissystem, Veränderungen des hydrostatischen Druckes. Sie scheinen jedoch vor allem höchst empfindliche Rezeptoren für Temperaturänderungen im Wasser und können vermutlich elektrische Entladungen registrieren. Einigermaßen ähnlich gebaute Organe sind bei bestimmten primitiven Süßwasserteleosteen (vor allem den afrikanischen Mormyriden) vorhanden, wo sie als „Radarstationen“ für elektrische Impulse wirken, die von den Fischen abgegeben werden (s. S. 291).

Hör- und Gleichgewichtsorgan

Erste Überlegungen über die grundsätzlichen anatomischen und physiologischen Aspekte des Wirbeltierohres können leicht zu Irrtümern führen, wenn sie auf den vom Menschen bekannten Merkmalen basieren. Der Laie denkt, wenn der Begriff „Ohr“ genannt wird, vor allem an die dekorative Ohrmuschel vieler Säuger oder vielleicht an den Mittelohrraum hinter dem Trommelfell, der die Gehörknöchelchen enthält. Diese Bildungen fehlen z. B. bei Fischen vollständig. Die wesentlichen, entscheidend wichtigen Organteile des „Ohres“ aller Vertebraten liegen im Innenohr, und die sensiblen Apparate sind tief in die Ohrkapsel eingeschlossen. Wir halten natürlich das Hören für die eigentliche Aufgabe des Ohres. Bei den ancestralen Wirbeltieren war jedoch die Hörfähigkeit augenscheinlich unwichtig, möglicherweise fehlte sie sogar. Primär war das „Hör“organ der Sitz des statischen Sinnes.

Das „Ohr“ als Gleichgewichtsorgan

Bevor wir die Hörfunktion besprechen, die in der Stufenleiter der Wirbeltiere zunehmend an Bedeutung gewann, wollen wir das Ohr als Organ des statischen Sinnes betrachten, einer Elementarfunktion, die vom Fisch bis zum Menschen relativ unverändert blieb. Das Gleichgewichtsgefühl ist eine Form der Empfindung, die allein vom Innenohr vermittelt wird. Alle Hilfsapparate des Ohres stehen mit der Hörfunktion in Verbindung; mit ihnen brauchen wir uns in diesem Zusammenhang nicht zu beschäftigen.

Bei einer Vielzahl von Fischen, Amphibien und Reptilien ist das paarige Innenohr, das im wesentlichen der Gleichgewichtsempfindung dient, nach einem relativ einheitlichen Plan gebaut (Abb. 372 A–D). Das häutige Labyrinth besteht aus einer Reihe geschlossener Säcke und Kanäle, die in der Ohrkapsel jederseits des Hirncavums liegen und eine Flüssigkeit, die Endolympe, enthalten, die der Interzellularflüssigkeit ähnelt. Im allgemeinen sind in dem geschlossenen Rohrsystem des statischen Organs zwei Aussackungen vorhanden, der *Utriculus* mehr dorsal und der *Sacculus* weiter ventral. Ein schlankes Rohr, der *Ductus endolymphaticus*, zieht gewöhnlich medial davon aufwärts in das Schädelcavum und endet in einem *Saccus endolymphaticus*. In

den beiden Erweiterungen des Labyrinthorgans ist jeweils eine große, ovale Sinnesendstelle ausgebildet, die *Macula utriculi* und die *Macula sacculi*. Am Boden des Sacculus liegt eine taschenähnliche Vertiefung, die *Lagena*. Sie besitzt als Sinnesendstelle eine kleine *Macula lagenae*. Die Maculae bestehen aus Sinneszellen, an denen sich Fasern des N. stato-acusticus (N. vestibulo-cochlearis) aufzweigen. Die Sinneszellen der Maculae (und darüber hinaus alle Sinneszellen im Innenohr) gleichen den Zellen der Neuromasten der Seitenorgane. Ihre Sinneshaare sind in eine der Macula aufliegende Gallertschicht eingebettet (Abb. 373). In den Maculae utriculi und sacculi (und oft auch in der Macula lagenae) bildet die Gallerte eine Platte, in die sogenannte „Gehörsteine“, *Statolithen* oder *Statokonien* (Kristalle aus Calciumcarbonat), eingelagert sind. (Bei den Strahlflossern sind die Statolithen massive Gebilde, die fast den ganzen Hohlraum von Sacculus und Utriculus ausfüllen können.)

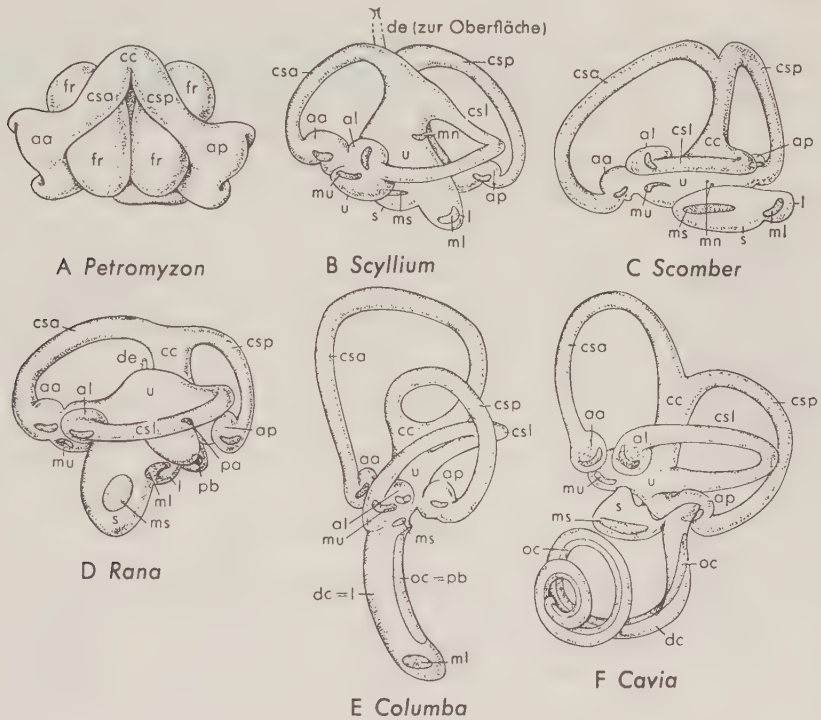


Abb. 372. Häutiges Labyrinth bei einem A Neunauge, B Hai, C Teleosteer, D Frosch, E Vogel, F Säuger (linkes Innenohr von lateral). Mit Ausnahme von A sind die Sinnesendstellen so dargestellt, als ob das Labyrinth durchsichtig wäre. Abk.: aa Ampulla ant.; al Ampulla lat.; ap Ampulla post.; cc Crus commune; csa Canalis semicircularis ant.; csl Canalis semicircularis lat.; csp Canalis semicircularis post.; dc Ductus cochlearis; de Ductus endolymphaticus; fr Flimmerraum; l Lagena; ml Macula lagenae; mn Macula neglecta; ms Macula sacculi; mu Macula utriculi; pa Papilla amphibiorum; pb Papilla basilaris; oc Organon Corti; s Sacculus; u Utriculus. (Nach RETZIUS)

Die Sinneszellen der Macula utriculi (und in wesentlich geringerem Maße auch die der Maculae sacculi und lagenae) sprechen auf Linearbeschleunigungen an. Sie geben außerdem Auskunft über die Stellung des Kopfes im Raum. (Einigermaßen ähnliche Organe sind in großer Zahl bei den Evertrebraten vorhanden.) Die Sinneshaare werden dabei auf Druck, Zug oder Scherung beansprucht. Dagegen informieren die Maculae

nicht über Drehbewegungen. Dies ist vielmehr Aufgabe eines anderen statischen Organs, der *Canales semicirculares*, der *Bogengänge*.

Die Bogengänge gehen als dünne Rohre aus dem Utriculus hervor und treten an ihrem Ende jeweils wieder in ihn ein. Bei allen kieferbesitzenden Wirbeltieren sind drei derartige Kanäle vorhanden, die im rechten Winkel zueinander stehen und so die drei Ebenen des Raumes repräsentieren. Zwei Bogengänge liegen in einer vertikalen Ebene. Der vordere Canalis semicircularis verläuft vom Utriculus zunächst nach vorn und außen, der hintere zieht rückwärts und auswärts. Ein horizontaler Bogengang biegt seitwärts aus. An dem einen Ende jedes dieser Kanäle läßt sich äußerlich eine kugelige Aussackung erkennen; die *Ampulle*. (In Wirklichkeit stellt sie nur eine

scharfe Knickstelle des Rohres ohne nennenswerte Ausweitung des Lumens dar.) Der vordere Bogengang besitzt die Ampulle vorn, der hintere am hinteren Ende. Beim horizontalen Bogengang liegt sie (aus nicht näher bekannten Gründen) vorn. In jeder Ampulle springt eine Leiste an der Knickstelle des Rohres vor, die ein sensorisches Areal trägt. Wir bezeichnen diese Leiste als *Crista ampullaris* (Abb. 373). Hier finden wir wieder die bekannten Neuromastenzellen mit ihren – hier sehr langen – Sinneshaaren, die in eine gallertige Cupula eintauchen. Ihre Funktion besteht ohne Zweifel darin, Drehbewegungen in den verschiedenen Ebenen des Raumes zu registrieren. Eine Bewegung der Endolymph in einem oder mehreren Kanälen führt jeweils zu einer Verdrängung der Cupula und diese wiederum zu einer Abbiegung der Sinneshaare.

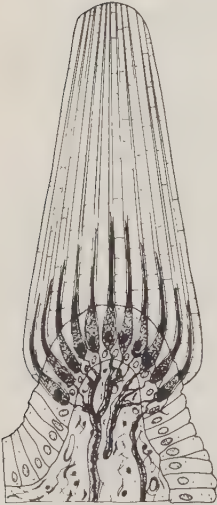


Abb. 373. Crista ampullaris aus einer Bogengangsampulle des Menschen, ein Sinnesorgan vom Typ der Neuromasten. Jede Sinneszelle besitzt einen haarähnlichen Fortsatz, der in die flexible, gallertige Cupula hineinragt. Endolymphbewegungen führen zu einer Verdrängung der Cupula und damit – je nach Richtung – zu einer Erregung oder einer Hemmung der Sinneszellen. (Nach BARGMANN)

Obwohl die Grundstruktur dieser Gleichgewichtsorgane (*Vestibularorgane*) im wesentlichen bei allen Gnathostomen einheitlich ist, treten hier und dort Varianten auf. Bei den Haien bilden z. B. Sacculus und Utriculus nur zwei Teile eines gemeinsamen Sackes; bei den Rochen sind die Kanäle nur durch enge Gänge mit dem übrigen Teil des Systems verbunden. Der Endolymphgang endet gewöhnlich mit einem sackmäßiger Größe in der Schädelhöhle; doch kann sich bei den Fröschen eine Aussackung dieses Hohlraums bis in den Wirbelkanal erstrecken. Der *Endolymphsack* fehlt bei einigen Teleosteen. Bei einigen Knochenfischen, den Reptilien und besonders bei den Amphibien kann er eine beachtliche Größe erreichen und Kalkeinlagerungen enthalten. Bei den Haien zieht der Ductus endolymphaticus aufwärts und öffnet sich an der Außenfläche des Schädeldaches. Am meisten weichen die Verhältnisse (wie auch bei anderen Organsystemen) bei den Cyclostomen ab. *Petromyzon* besitzt nur zwei Bogengänge, *Myxine* einen einzigen (Abb. 372 A). Wie bei der Nase können wir nicht sicher entscheiden, ob der Zustand bei den Cyclostomen ein primitives oder ein abgeleitetes Merkmal darstellt. Zwei Bogengänge – wie bei den Neunaugen – sind allerdings auch bei den frühen Ostracodermen ausgebildet, was die Minderzahl der Bogengänge eher als ein primitives Merkmal erscheinen läßt.

Ontogenese und Phylogenese des Innenohres der Wirbeltiere

Ontogenetisch entwickelt sich, wie erwähnt, das Labyrinthorgan wie die Lateralisorgane aus einer Ektodermverdickung an jeder Seite des Kopfes: *Labyrinthplakode* (bzw. bei Formen mit Seitenorganen: *Dorsolateralplakode*) (Abb. 374). Die Labyrinthplakode senkt sich ein und schnürt sich jederseits zu einem Säckchen, dem Ohrbläschen, ab, das für einige Zeit eine Verbindung mit der Außenfläche behalten kann – und bei den Haien durch den Endolymphgang auch noch im adulten Zustand behält. Typischerweise gliedert sich das Ohrbläschen in einen utriculären und einen sacculären Abschnitt; von ersterem grenzen sich die Bogengänge ab. Aus dem sacculären Anteil gehen der Sacculus und einige später zu besprechende Bildungen hervor.

Dieser Entwicklungsablauf sowie die Struktur der Sinnesendstellen des Innenohres – die den in der äußeren Körperwand gelegenen Neuromasten sehr ähnlich sind – lassen vermuten, daß das Innenohr phylogenetisch als spezialisierter, tief eingesunkener Teil des Lateralissystems entstand. Wie im nächsten Kapitel hervorgehoben wird, besteht ein enger Zusammenhang in der Innervation der beiden Organsysteme. Statisches Organ und Lateralissystem sind auch funktionell eng gekoppelt und liefern beim Fisch die wichtigsten Informationen, nach denen die Lokomotion gesteuert wird.

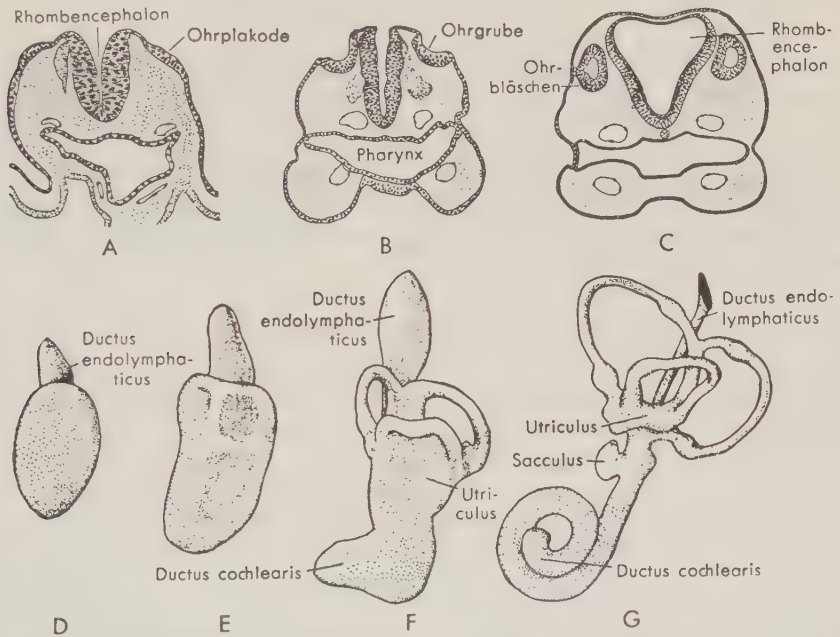


Abb. 374. Entwicklung des Innenohres bei den Mammalia. A–C Querschnitte durch den Kopf junger Embryonen. Jederseits ist als Verdickung der Epidermis die Ohrplakode entstanden; sie senkt sich zur Ohrgrube ein und schließt sich als Ohrbläschen ab; D–G Stadien der Entwicklung vom Ohrbläschen zum häutigen Labyrinth. (A–C aus AREY; D–F nach HIS und BREMER)

Das Hören der Fische

Obwohl das Hören nicht die primäre Aufgabe des Innenohres darstellt, ist das Gehör zumindest bei vielen Teleosteen vorhanden; doch ist es ungewiß, ob eine oder mehrere und welche der verschiedenen Sinnesendstellen diese Aufgabe übernehmen.

In den meisten Fällen dürfte die *Macula sacculi* der wichtigste Rezeptor sein, bei einigen Formen ist anscheinend auch die *Macula utriculi* beteiligt. Möglicherweise wirkt an der Perzeption von Schallwellen auch die *Macula neglecta* (Abb. 372 B, C, S. 461) mit, die als kleine Sinnesendstelle bei einer Vielzahl von Fischen und niederen Tetrapoden im Utriculus ausgebildet ist. Das Hörorgan der Landwirbeltiere hat sich zwar von der *Lagena* aus entwickelt, bei den Fischen ist die *Macula lagenae* jedoch wohl nur **Schwerkraftrezeptor**.

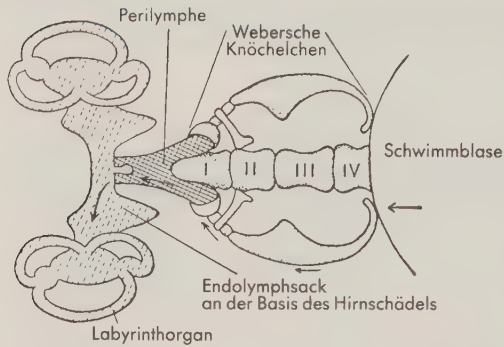


Abb. 375. Anordnung der Weberschen Knöchelchen zwischen Schwimmblase und Innenohr. Schwingungen in einer vorderen Abteilung der Schwimmblase werden über eine Kette kleiner Knöchelchen zum Perilymphraum geleitet. Die dort erzeugten Wellenbewegungen der Perilymphe rufen Schwingungen in einem Endolymphsack an der Basis des Hirnschädels hervor. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Schwingungen geleitet werden. Die römischen Zahlen bezeichnen die Wirbel, von denen die Weberschen Knöchelchen abstammen. (Nach CHVANILOV)

Obwohl bei Fischen ein Mittelohr mit einem schalleitenden Apparat fehlt, der bei den terrestrischen Vertebraten Schwingungen in der Außenwelt in geeigneter Form auf die Sinnesendstellen des Innenohres überträgt, haben die Teleostei in mehreren Gruppen unabhängig vergleichbare Konstruktionen entwickelt. So benutzen die *Ostariophysi* (zu denen u. a. die Welse und Karpfen gehören) die Schwimmblase als Resonanzraum und leiten über eine Kette kleiner Knochenstücke, die *Weberschen Knöchelchen*, die von den vorderen Wirbeln und den Rippen abstammen, die Schwingungen zum Ohr weiter (Abb. 375).

Mittelohr und äußeres Ohr der Amnioten

Das Gehör ist ein wichtiger Sinn der Tetrapoden; aber die Töne, die gehört werden, sind (physikalisch) verhältnismäßig schwache, periodische Luftdruckschwankungen (Schallwellen), die gewöhnlich eine geringe unmittelbare Wirkung auf die Endolymphbewegungen des Innenohres haben. Es sind Hilfseinrichtungen notwendig, welche die Schallwellen mit geringerer Bewegungsamplitude, aber größerer Kraft, dem Innenohr zuleiten. Derartige Hilfsmechanismen wurden – wie es scheint – bei den frühesten Tetrapoden eingerichtet und mit geringen Änderungen bei einigen Reptilien (z. B. *Sphenodon* und Eidechse) beibehalten (Abb. 376; 377 A–C). Dafür wurden spiraculäre Kiemenspalte und Hyomandibulare verwendet. Bei den Tetrapoden bricht (mit Ausnahme einiger Gymnophionen) die erste Kiementasche nicht mehr nach außen durch. Die entsprechende Vertiefung an der Oberfläche, die erste Kiemenfurche, bildet – wo entwickelt – einen *Meatus acusticus externus*, einen äußeren Gehörgang. Die dünne Membran zwischen spiraculärer Kiemenfurche und Schlundtasche wird zum *Trommelfell*, *Membrana tympani*.

Das Spiraculum der Fische liegt relativ hoch an der Seite des Kopfes (Abb. 377 A), in der gleichen Position findet sich bei den älteren fossilen Amphibien (Abb. 377 B) das Trommelfell. Seine Lage wird am Schädel durch den Ohreinschnitt markiert (Abb. 377 E). Bei den Amnioten ist die *Membrana tympani* gewöhnlich nach hinten und ventralwärts verlagert. Obwohl das Trommelfell bei den Reptilien an den benachbar-

ten Knochen verankert sein kann, scheint es gewiß, daß dieser knöcherne Rahmen eine Neubildung darstellt und nicht unmittelbar von den frühen Amphibien ererbt wurde. Außerdem ist nicht völlig sicher, ob das Trommelfell der Amnioten bei den verschiedenen Gruppen streng homolog ist (Abb. 377). Ursprünglich lag die Membrana tympani nahezu in gleicher Ebene wie die Oberfläche des Kopfes. In dieser Position bleibt sie bei Anuren und Schildkröten. Bei einigen Reptilien und Vögeln erhält das Trommelfell jedoch einen gewissen Schutz, indem es sich bis zu dem inneren Ende des kurzen äußeren Gehörgangs einsenkt.

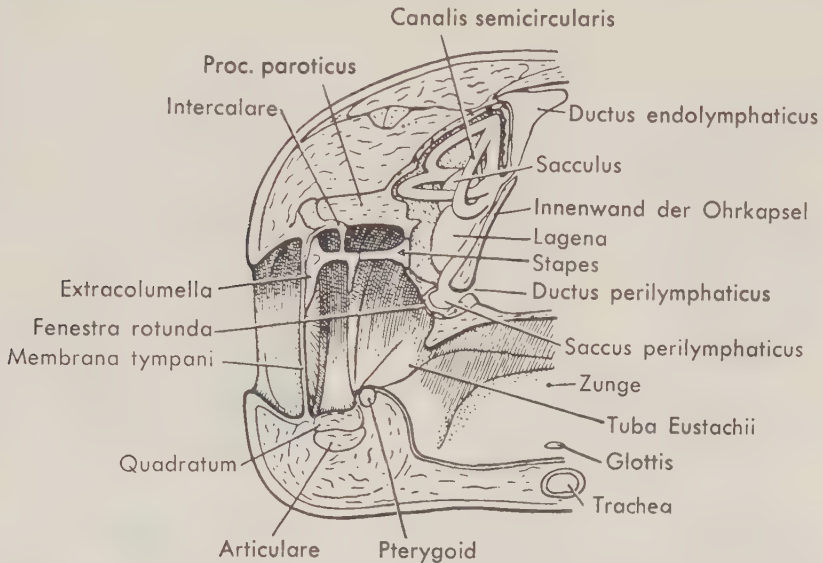


Abb. 376. Schalleitender Apparat und Innenohr einer Eidechse (linke Seite in der Ansicht von hinten). Von außen führt eine kleine Einsenkung zum Trommelfell (Membrana tympani), das durch die zweiteilige Columella (Extracolumella und Stapes) mit dem Perilymphraum (in der Abb. nicht beschriftet) in Verbindung steht. Die Extracolumella ist oben mit dem Proc. paroticus und unten mit dem rostral der Paukenhöhle gelegenen Quadratum gelenkig verbunden. Die Paukenhöhle (Cavum tympani) öffnet sich durch die weitlumige Tuba auditiva (Tuba Eustachii) in den Rachenraum. (Aus GOODRICH, nach VERSLUYS)

Das *Trommelfell* ist eine bindegewebige Membran, die durch Luftschwingungen in schnelle Bewegungen versetzt wird. Der äußere Epithelüberzug stammt von der Haut, die Epithelbedeckung an der Innenfläche vom Epithel der ersten Schlundtasche. Diese spiraculäre Schlundtasche erweitert sich bei den Amnioten zum *Mittelohrraum*, zur *Paukenhöhle*, die sich bei Krokodilen, Vögeln und Säugetieren in Form pneumatischer Sinus in benachbarte Knochen ausdehnen kann. Ursprünglich – wie bei den Anuren und vielen Eidechsen – öffnet sich der Mittelohrraum breit in den Pharynx. Bei den meisten Amnioten verengt sich die Verbindung zum Rachen zur *Tuba auditiva* (Tuba Eustachii). Bei Urodelen, Gymnophionen und Ophiidiern sind Trommelfell und Mittelohrraum sekundär verlorengegangen (bei den Schlangen möglicherweise als Folge der Umkonstruktion des Kieferapparates, die ein Verschlängen der Beute als Ganzes zuläßt).

Das Hyomandibulare der Fische erhält eine neue Funktion und wird zu dem stabförmigen *Stapes* (Columella). Er liegt in der Paukenhöhle und verbindet das

Trommelfell mit einer Öffnung der Ohrkapsel, die zum Innenohr führt, der *Fenestra ovalis*. Der Stapes überträgt so die vom Trommelfell aufgenommenen Schwingungen auf die Flüssigkeiten des Hörorgans und damit indirekt auf die Sinnesendstellen, die es enthält. Das Hyomandibulare wurde für diese neue Aufgabe verfügbar, da es – wie in einem früheren Kapitel besprochen – nicht mehr länger als Stütze des Kiefers benötigt wird; es kann jedoch einen Fortsatz behalten, der es mit dem Quadratum nahe dem Kiefergelenk verbindet. Der Stapes kann, wie es Abb. 376 bei einer Eidechse zeigt, aus zwei oder mehr Teilstücken bestehen und noch weitere Fortsätze entwickeln, die ihn mit dem Schädel oder dem Hyoidbogen verbinden. Das Mittelohr der Vögel ist dem der Reptilien ähnlich.

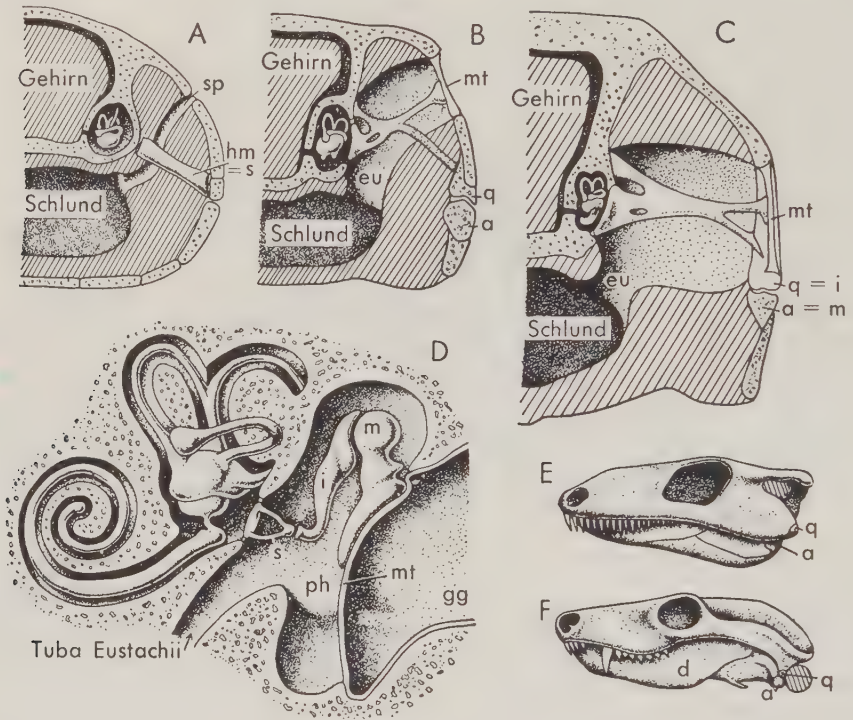


Abb. 377. Evolution des Mittelohres und der Gehörknöchelchen. Schematische Schnitte durch die Ohrregion A eines Fisches, B eines primitiven Amphibier, C eines primitiven Reptils, D eines Säugers. Die Seitenansicht des Schädels eines primitiven Landwirbeltieres (E) und eines säugerähnlichen Reptils (F) läßt die Verlagerung des Trommelfells vom Ohreinschnitt des Schädels hinter das primäre Kiefergelenk erkennen. Abk.: a Articulare; d Dentale; eu Tuba Eustachii; gg Gehörgang; hm Hyomandibulare; i Incus; m Malleus; mt Membrana tympani; ph Paukenhöhle; q Quadratum; s Stapes; sp Spiraculum. (Aus ROMER, Man and the Vertebrates)

Bei den Säugern treten zum erstenmal Bauteile des äußeren Ohres hervor. Wir finden hier einen tiefen, röhrenförmigen *äußeren Gehörgang*, und fast immer ist eine herausragende *Ohrmuschel* vorhanden, die als Schalltrichter von einer gewissen Bedeutung sein kann. Viel tiefgreifender sind jedoch Veränderungen, die wir in der Paukenhöhle beobachten (Abb. 377 D). *Das Mittelohr der Säugetiere ist im allgemeinen von einer knöchernen Bulla tympanica umschlossen.* An Stelle eines einzigen Gehörknöchelchens ist eine aus drei gelenkig verbundenen Elementen gebildete

Knochenkette vorhanden, die vom Trommelfell zum ovalen Fenster führt – *Malleus* (Hammer), *Incus* (Amboß) und *Stapes* (Steigbügel). Die Abkunft dieser Knochenreihe war lange umstritten. Es wurde einmal angenommen, daß sie durch die Unterteilung eines einzigen Knochenelementes der Reptilien entstanden sei. Embryologie, vergleichende Anatomie und Paläontologie haben jedoch ihre wahre Herkunft erkennen lassen. Das innere Element, der *Stapes*, ist – wenngleich stark verkürzt – ein Äquivalent der ganzen *Columella auris* der Reptilien. Die beiden anderen Knöchelchen sind dem *Articulare* und dem *Quadratum* homolog, die bei niederen Vertebraten das (primäre) Kiefergelenk bilden (*Gaupp-Reichertsche Theorie*). Die Säugetiere haben ein neues, ein sekundäres Kiefergelenk entwickelt. Die Bauteile des alten Kiefergelenkes erhielten eine neue Verwendung. Das Reptilientrommelfell liegt nahe dem Kiefergelenk. Das *Articulare* blieb mit ihm verbunden und ist zum *Malleus* geworden. Das *Quadratum*, das einerseits mit dem *Articulare* und andererseits mit dem *Stapes* (dem alten Fisch-Hyomandibulare) in Verbindung stand, behält diese Beziehung als *Incus* bei. Die Gehörknöchelchen, ursprüngliche Kiemenbogenelemente, geben ein gutes Beispiel für den Funktionswandel, dem homologe Bildungen unterliegen können. Hilfselemente der Atmungsorgane sind zu wichtigen Einrichtungen für die Nahrungsaufnahme geworden und schließlich zum schalleitenden Apparat des Hörorgans.

Innenohr der Reptilien

Bei den Tetrapoden zeigen die Teile des Innenohres, die dem Lagesinn dienen, wenig Veränderungen. Der Hörapparat entwickelt sich jedoch allmählich zu einem Organ von solcher Größe und Bedeutung, daß die älteren Abschnitte, *Sacculus*, *Utriculus*

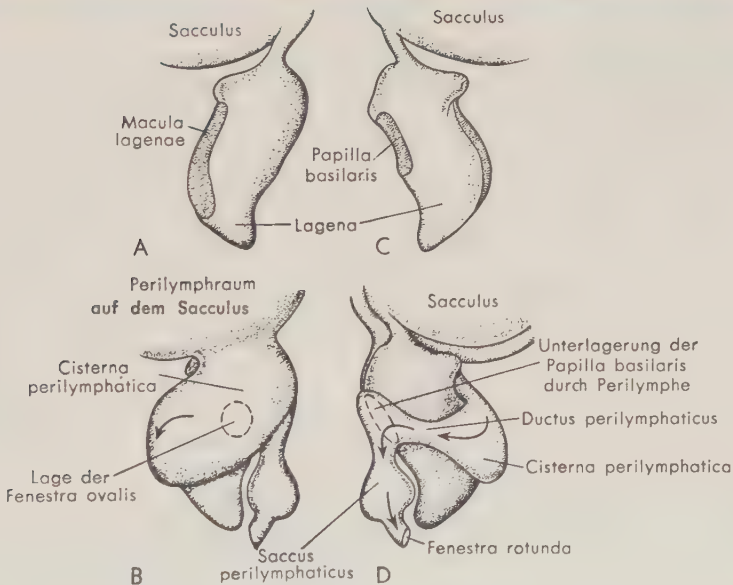


Abb. 378. Innenohr eines älteren Embryos einer Eidechse (*Lacerta*). Häutiges Labyrinth der linken Seite: Boden des *Sacculus* und *Lagena*. A Ansicht von lateral, C von medial; B und D die gleichen Bildungen in der gleichen Ansicht wie in A und C, überdeckt vom Perilymphsystem. Die Pfeile geben die Richtung an, in der die Schwingungen vom *Stapes* zur *Papilla basilaris* und zum „runden Fenster“ am distalen Ende des Perilymphsystems geleitet werden.

und Bogengänge, oft (ziemlich herabsetzend) als *Vestibulum* bezeichnet werden (daher auch der Name Vestibularapparat für das statische Organ). Diese Ausweitung findet im Bereich der Lagena statt. Die *Macula lagenae* persistiert bei Tetrapoden, ausgenommen die Säuger, oberhalb der Stufe der Monotremen, ist jedoch unbedeutend. Eine zweite Sinnesendstelle, die *Papilla basilaris* (Abb. 372 D, S. 461; 378) fehlt bei den Fischen, ist aber bei vielen Amphibien und den typischen Reptilien gut entwickelt. Sie stellt das Hörorgan der Tetrapoden dar, das die von außen über den Stapes zugeleiteten Schwingungen empfängt.

Zwischen der inneren Wand der Ohrkapsel und dem häutigen Labyrinth liegt der perilymphatische Raum, der von zarten Bindegewebszügen durchkreuzt wird und, vor allem im Bereich des eigentlichen Hörorgans, die *Perilymphe* enthält (Abb. 379).

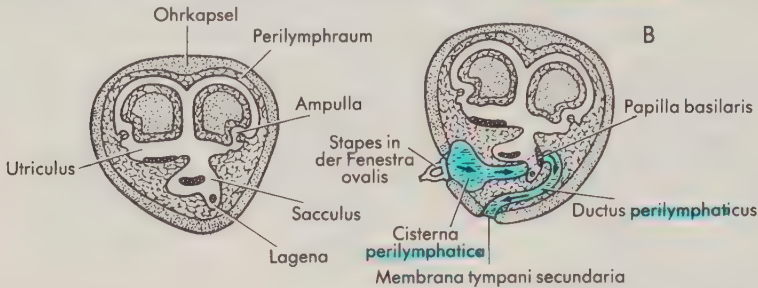


Abb. 379. A Schematischer Schnitt durch die Ohrkapsel eines Fisches. Das häutige Labyrinth, das die Endolymphe enthält, wird von Perilymphräumen umgeben; B ähnliches Schema für einen Tetrapoden. Hier ist ein Teil des Perilymphraumes (Pfeil) für die Übertragung der Schwingungen zu der Sinnesendstelle des akustischen Systems (Papilla basilaris) spezialisiert, das perilymphatische Gewebe ist reduziert und durch Perilymphe ersetzt. Die Maculae sind dunkel eingezeichnet. (Nach DE BURLET)

Bei den Tetrapoden ist mittels der Perilymphräume ein Konduktionssystem ausgebildet worden. Es stellt das letzte Glied in der Überleitung der Schwingungen zur Basilarmembran dar. Der Stapes überträgt die Schwingungen zum ovalen Fenster und setzt durch den Druck seiner Fußplatte die auf der Innenseite in dem großen Perilymphraum vorhandene Flüssigkeit in Bewegung (Abb. 378; 379 B; 380 A), gegen die der Stapes spielt. Die Schwingungen der Stapesfußplatte werden in einem mit Perilymphe gefüllten Gang rund um die Lagena zu deren hinterer Wand geleitet. An dieser Stelle liegt der Gang unter der Papilla basilaris und wird von der Unterfläche ihrer Sinneszellen nur durch eine dünne *Membrana basilaris* getrennt. Schwingungen dieser Membran erregen die Haarzellen in der Papilla, und so wird schließlich auf diesem Umweg die Sinnesendstelle erreicht. Dieses Prinzip – ein Hörsinnesorgan, das über Membranschwingungen an seiner Basis erregt wird – ist grundsätzlich bei der Konstruktion des Hörapparates aller Amnioten verwirklicht. Wir finden es in gleicher Weise bei Vögeln und Säugetieren ausgebildet und könnten es mit praktisch den gleichen Worten beschreiben.

Zum Abschluß müssen wir erwähnen, daß natürlich am distalen Ende des Perilymphganges eine Ausweichstelle für die Perilymphe vorhanden sein muß, denn eine Flüssigkeit ist ja inkompressibel. Bei vielen Amphibien dient hierfür ein *Perilymphsack*, der in das Hirncavum hineinragt. Bei einigen Amphibien und den Reptilien (ausgenommen die Schildkröten) finden wir jedoch eine Weiterentwicklung. Die Öffnung der Ohrkapsel, das Foramen perilymphaticum, wird so aufgeteilt, daß der Perilymphsack nicht nur nach dem Schädelcavum, sondern auch nach dem Mittelohrraum eine Ausstülpung erhält, die nur membranös verschlossen ist. Diese Öffnung (die *Apertura lateralis recessus scalae tympani*) wird oft fälschlicherweise der *Fenestra*

rotunda der Säuger gleichgesetzt. Diese entsteht jedoch unmittelbar in der Ebene des Foramen perilymphaticum, aus dem sie durch einen neugebildeten, knorpelig präformierten Fortsatz der Ohrkapsel herausgeschnitten wird. Die *Membrana tympani secundaria* der Reptilien liegt demnach peripher von der entsprechenden Membran der Säuger. Beides sind nicht homologe, wohl aber analoge Bildungen. Die *Membrana tympani secundaria* schwingt im gleichen Rhythmus wie die Steigbügel Fußplatte, wenn diese durch die vom Trommelfell aufgenommenen und von den Gehörknöchelchen weitergeleiteten Schallwellen in Schwingungen versetzt wird.

Entwicklung der Cochlea

Sowohl Vögel als auch Säugetiere haben ihre Hörfähigkeit durch die Entwicklung einer *Cochlea* wesentlich verbessert. Bei den Crocodiliern deutet sich der Modus ihrer Entwicklung bereits an (Abb. 380). Umgestaltet werden: *Lagena*, *Ductus perilymphaticus* und *Papilla basilaris*. Die *Lagena* wächst bei Krokodilen und Vögeln zu einem langen Rohr aus, dem *Ductus cochlearis*, der mit Endolymphe gefüllt ist. Die *Papilla*

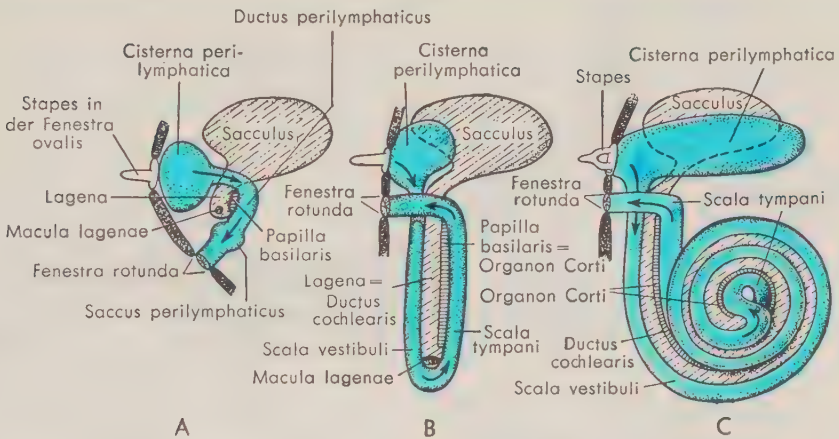


Abb. 380. Phylogenetische Entwicklung der Cochlea. A Primitives Reptil mit einer kleinen *Papilla basilaris*, die sich dem *Ductus perilymphaticus* anlagert; B Krokodil- oder Vogeltypus; die *Lagena* hat sich zum *Ductus cochlearis* verlängert, die *Papilla basilaris* zum Cortischen Organ entwickelt. Entsprechend ist der *Ductus perilymphaticus* zu einer Schleife ausgezogen; C Mammaliertypus; die Cochlea ist noch stärker in die Länge gewachsen und hat sich aus Raumgründen zur Schnecke aufgerollt.

basilaris hat sich gleicherweise stark in die Länge ausgedehnt. Sie ist zum Cortischen Organ geworden, das längs des *Ductus cochlearis* verläuft. Der *Ductus perilymphaticus*, der dem *Ductus cochlearis* anliegt, hat sich in entsprechender Weise verlängert und bildet eine Schleife. Der Teil der Schleife, der von der *Fenestra ovalis* (im vestibulären Abschnitt des Innenohres) ausgeht, wird als *Scala vestibuli* bezeichnet. Der distale Anteil, der zu der durch die *Membrana tympani secundaria* verschlossenen Öffnung hinführt, heißt *Scala tympani*. Die drei Kanäle – der mit Endolymphe gefüllte *Ductus cochlearis* und die beiden, Perilymphe enthaltenden *Scalae* – liegen eng zusammen und bilden eine primitive Cochlea.

Die Cochlea der Vögel unterscheidet sich von der eines Krokodils hauptsächlich durch eine Verlängerung der drei genannten Gänge. Bei den Säugern, bei denen sich die Cochlea unabhängig von der der Vögel entwickelt hat, ist dieses dreifache Rohr

noch stärker in die Länge gewachsen. Wie der Name *Cochlea*, Schnecke, besagt, ist es bei den Säugern (von den Monotremen abgesehen) zu einer Spirale aufgewickelt, damit es innerhalb der Ohrkapsel Platz hat.

Wir können hier den verwickelten Feinbau des Cortischen Organs nicht in allen Einzelheiten besprechen (Abb. 380 C; 381). Die mit Sinneshaaren ausgestatteten Hörzellen und die Stützelemente sitzen in einer komplizierten Anordnung der Basilarmembran auf und werden von einer Deckmembran (*Membrana tectoria*) überlagert. Die *Membrana basilaris* bildet den Boden des *Ductus cochlearis* und trägt das Cortische Organ. Wie bei den niederen Vertebraten sind die durch die Wellen des Perilymphsystems ausgelösten Schwingungen der Basilarmembran (indirekt) für die

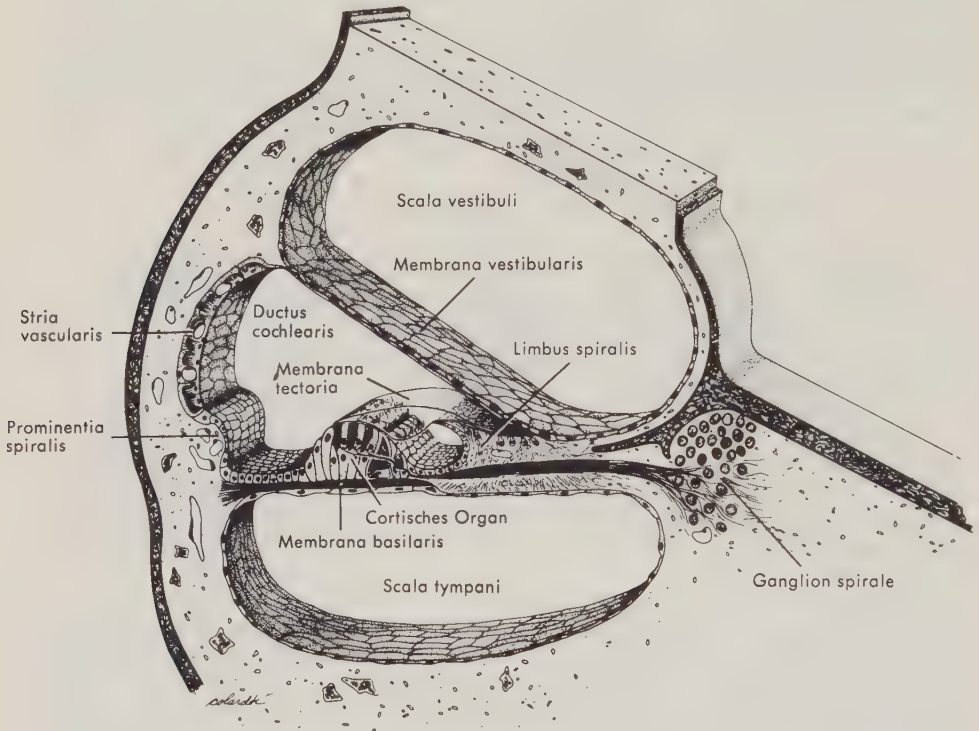


Abb. 381. Stark vergrößerter Ausschnitt aus der Cochlea eines Säugers, Schnitt durch eine Windung. Aufbau des Cortischen Organs (vgl. Abb. 380 C). (Aus BLOOM und FAWCETT)

Reizung des Cortischen Organs verantwortlich. Der funktionelle „Grund“ für die Verlängerung der Papilla basilaris scheint in der Fähigkeit zur Unterscheidung von Tönen verschiedener Höhe zu liegen; die Fasern der Membrana basilaris sind an der Basis am kürzesten, an der Schneckenspitze am längsten. Sie sprechen deshalb in den verschiedenen Abschnitten der Membran auf unterschiedliche Wellenlängen in verschiedenartiger Weise an. Das menschliche Ohr hat beim Jugendlichen eine untere Frequenzgrenze von etwa 18 Schwingungen pro Minute, eine obere von etwa 18 000 Hertz. Kleinfledermäuse können Ultraschallschreie ausstoßen und empfangen, die weit oberhalb dieses Frequenzbereichs liegen, und haben ein System der Echo-Orientierung entwickelt, das ihnen das Fliegen im Dunkeln und den Beutefang im Flug ermöglicht.

Ohr der Amphibien

Wir sind bisher auf die Konstruktion des Hörorgans bei den rezenten Amphibien nicht näher eingegangen. Die Verhältnisse, die wir bei ihnen antreffen, sind im allgemeinen keineswegs primitiv, sondern spezialisiert, anscheinend in den meisten Fällen rückgebildet und außerdem recht verschiedenartig. Vier Punkte können herausgestellt werden: (1) Das Trommelfell und das Mittelohrcavum fehlen oft; (2) der Stapes ist häufig reduziert oder fehlt; (3) ein zweites Knöchelchen, das *Operculum* (nicht zu verwechseln mit dem Operculum der Fische), ist vielfach zusammen mit dem Stapes oder allein im ovalen Fenster vorhanden; (4) die *Papilla basilaris* fehlt oft, und an ihre Stelle tritt funktionell eine besondere *Papilla amphibiorum*.

Viele Frösche besitzen ein Trommelfell und einen gut ausgebildeten Stapes (bei Anuren auch Plectrum genannt), doch fehlen Trommelfell und Mittelohrraum bei

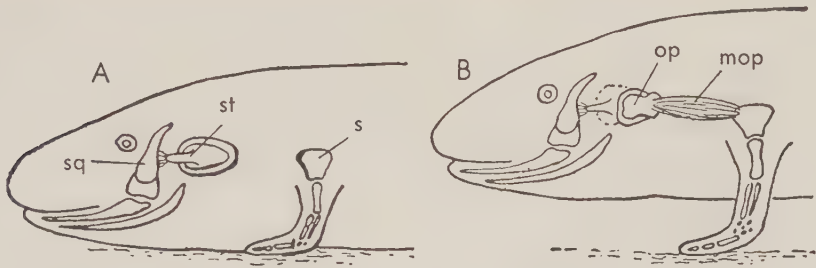
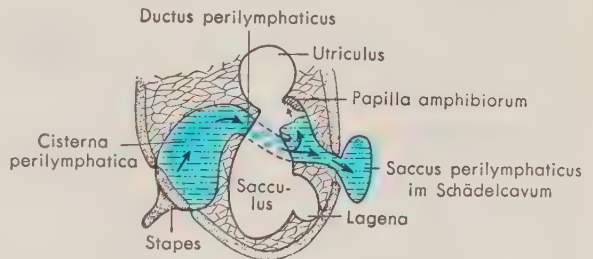


Abb. 382. Verbindung des äußeren Ohres mit dem Innenohr bei Urodelen. A Aquatile Form; der Stapes (Columella) nimmt die Schwingungen über eine ligamentöse Verbindung mit dem Squamosum auf; B terrestrische Form; der Stapes ist rückgebildet, das Operculum empfängt Bodenschwingungen durch eine Muskelverbindung mit dem Schultergürtel. Abk.: mop M. opercularis; op Operculum; s Scapula; sq Squamosum; st Stapes. (Nach KINGSBURY und REED)

Abb. 383. Schematischer Schnitt durch das Innenohr eines Salamanders. Die Papilla basilaris fehlt hier, doch tritt sie bei den Anuren zusätzlich zur Papilla amphibiorum auf. (Nach DE BURLET)



einigen Anuren, bei den Urodela und bei den Gymnophiona. Bei diesen Formen, die ein Gehör besitzen, muß die Schallaufnahme in anderer Weise erfolgen (siehe dazu die in Abb. 382 dargestellten beiden Mechanismen). Das *Operculum* ist eine flache Platte, anscheinend ein abgegliedertes Stück der Ohrkapselwand, das bei Fröschen und Kröten zusammen mit dem Stapes in die Fenestra ovalis eingepaßt ist oder bei den Urodelen, bei denen der Stapes verlorenging, das ganze ovale Fenster ausfüllt. Im Innenohr der Frösche bleibt die Papilla basilaris erhalten, doch fehlt sie bei den Urodelen (Abb. 383). In beiden Gruppen ist eine besondere Sinnesendstelle vorhanden, die *Papilla amphibiorum*, die für das Hören in dieser Wirbeltierklasse die Hauptrolle zu spielen scheint. Augenscheinlich waren die Hörorgane bei den ancestralen Tetrapoden in einem Stadium des Experimentierens. Wie bei vielen anderen Merkmalen haben die Vorfahren der heutigen Amphibien auch bei der Evolution des Ohres eine Reihe weniger fortschrittlicher Wege beschritten als jene Formen ihrer altertümlichen Verwandten, aus denen die Amnioten hervorgingen.

16 Nervensystem

Bei einem Protozoon empfängt die einzelne Zelle (die ja den gesamten Organismus darstellt) alle Reize selbst und beantwortet sie auch. Bei höheren, vielzelligen Organismen kommt es in steigendem Maße zur Differenzierung in Zellen, die für die Reizaufnahme spezialisiert sind – *Rezeptoren* – und solche, die eine geeignete Antwort geben – *Effektoren*. Bei niederen Formen können die Beziehungen zwischen diesen beiden Zelltypen relativ einfach bleiben. Rezeptorzellen können durch physikalische oder chemische Beeinflussung ihre Nachbarzellen zur Antwort anregen. Selbst bei den Wirbeltieren wird eine solche primitive Form der Stimulation beibehalten: Die endokrinen Drüsen entsenden die Hormone auf dem Blutwege zu Zellen und Geweben, deren Tätigkeit durch diese Wirkstoffe beeinflusst werden soll. Bei den meisten Metazoen wird jedoch in Form des Nervensystems eine Einrichtung zur direkteren, schnelleren und spezifischeren Überleitung der Impulse geschaffen.

Bei primitiven Metazoen, wie den Coelenteraten, stellt dieses System lediglich ein diffuses Netzwerk von Zellen und Zellfortsätzen (Fasern) zwischen den Geweben dar. Bei den meisten Tieren, deren Aufbau einen gewissen Grad von Kompliziertheit erreicht, ist das Nervensystem höher organisiert. Es kommt zu einer Konzentration des Nervengewebes in Form von Nervensträngen und Nervenzellgruppen (Zentren), in denen die Überleitung der Impulse von den einen Fasern zu den anderen stattfindet. Bei den meisten Gruppen tritt ein beherrschendes Zentrum, irgendeine Form von Gehirn, auf. Bei den Wirbeltieren liegt das Gehirn vorn, nahe den Hauptsinnesorganen, und setzt sich in ein einfaches dorsales Nervenrohr fort, das Rückenmark, das längs des Körpers nach hinten zieht. Gehirn und Rückenmark bilden das *Zentralnervensystem*. Nach der Peripherie verlaufen zahlreiche paarige Nerven, in deren Verlauf Gruppen von Nervenzellen – Ganglien – auftreten. Diese Nerven und Ganglien bilden das *periphere Nervensystem*. Das Nervengewebe selbst ist – wie erwähnt – ektodermaler Genese. Hauptsächlich stammt es aus dem Neuroektoderm (Neuralrohr und Neuralleiste), zusätzlich und in geringerem Maße aus den Plakoden.

Bauelemente des Nervensystems

Das Neuron

Das Nervensystem enthält zahlreiche Zellen; viel deutlicher jedoch treten Bündel dünner, aber langer Fasern hervor. Sie sind aber keine eigenständigen Strukturen, sondern stets und überall Fortsätze der Nervenzellen. Die Baueinheiten des Nervensystems sind die *Neurone*. Jedes Neuron besteht aus einem Zellkörper und der Gesamtheit seiner langen oder kurzen Fortsätze.

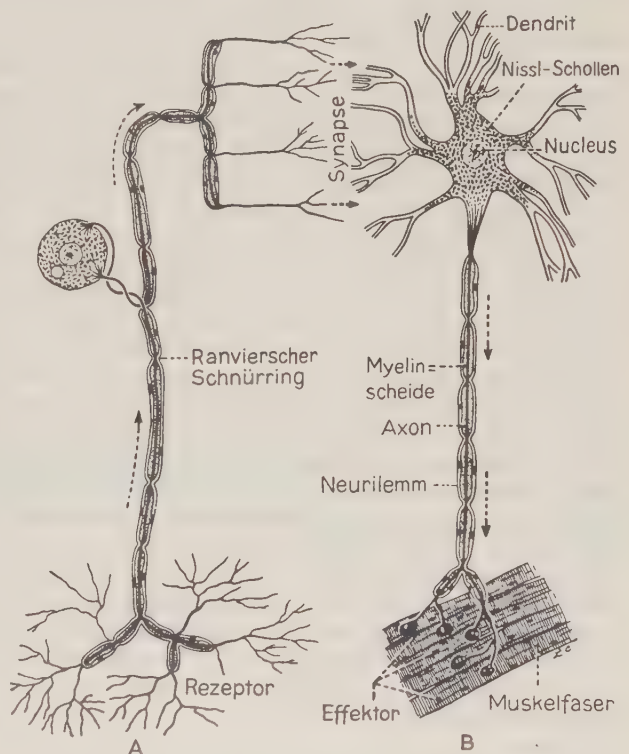
Der Zellkörper, *Perikaryon*, der meisten Neurone liegt im Zentralnervensystem und ist von vielfältiger Gestalt, im Hinblick auf die zahlreichen Nervenzellfortsätze

häufig sternförmig. Im mikroskopischen Schnitt lassen sich mit geeigneten Färbungen im Protoplasma der Zellen verschiedene charakteristische Strukturen erkennen, wie sie in Abb. 384 dargestellt sind. Besonders hervorzuheben sind die basophilen **Nissl-Schollen** (Nissl-Substanz), die einen hohen Gehalt an Ribonucleinsäuren aufweisen. Sie stellen kleine „Eiweißfabriken“ dar, deren „Produkte“ vom Zelleib in einem stetigen Plasmastrom in alle Nervenzellfortsätze fließen. Im Nervengewebe erwachsener Wirbeltiere finden wir wenig Hinweise, die für Mitosen der Nervenzellen sprechen. Daraus ergibt sich als Besonderheit des Nervensystems, daß die volle Ausstattung mit Nervenzellen um die Zeit der Geburt oder des Schlüpfens bereits vorhanden ist. Infolgedessen führt die Zerstörung einer Nervenzelle durch Verletzung oder Erkrankung zu einem Dauerschaden, während geschädigte periphere Nervenfasern regenerieren können.

Nervenfasern

Vom Zelleib der Nervenzellen gehen schlanke Fortsätze ab, deren Länge und Verzweigungsmodus erheblich differieren. Als typische Nervenzellen werden meist motorische Neurone beschrieben, welche die Skelettmuskulatur innervieren (Abb. 384 B). Sie besitzen zahlreiche, kurze, feine, verästelte Fortsätze, welche die Erregung

Abb. 384. A Afferentes (sensibles) Neuron; B motorisches Neuron. Bei den sensiblen Neuronen der Rückenmarks- bzw. Hirnnerven zieht ein langer Fortsatz als Axon von der Sinnesendstelle zum Perikaryon im Spinal- bzw. Hirnnervenganglion und von dort ein zellulifugal leitender Fortsatz in das Zentralnervensystem, wo er sich aufzweigt. Von dem Zelleib der motorischen Nervenzelle, die im Vorderhorn des Rückenmarks liegt und über zahlreiche Dendriten Erregungen zugeleitet erhält, zieht ein langes Axon (Neurit) zum Effektor (Muskelfaser). In A und B sind die Axone stark verkürzt gezeichnet, sie müßten bei dem gewählten Maßstab mehrere Meter lang sein. (Nach MILLARD, KING und SHOWERS, Human Anatomy and Physiology)



dem Zelleib zuführen und wegen ihrer baumförmigen Verzweigungen **Dendriten** genannt werden. Ein einziger, relativ kräftiger und bei großen Tieren bis über einen Meter langer Fortsatz, der **Neurit**, leitet die Erregung zellulifugal. Wir bezeichnen diese fortsatzreichen Nervenzellen als **multipolare Nervenzellen**. Einen zweiten,

allgemein verbreiteten Nervenzelltyp stellen die afferenten Neurone dar, die Erregungen aus der Peripherie dem Zentralnervensystem zuleiten (Abb. 384 A). Hier führt ein langer Fortsatz, nach obiger Definition der Dendrit, von der Sinnesendstelle zu dem in unmittelbarer Nähe des Rückenmarks (oder Gehirns) gelegenen Perikaryon, und ein zweiter (ebenfalls langer) Fortsatz, der dem Neuriten der motorischen Nervenzelle entspricht, leitet die Erregung vom Zelleib zum Zentralnervensystem. Je nachdem, ob Dendrit und Neurit getrennt an den Zelleib herantreten bzw. ihn verlassen oder in der Nähe des Perikaryons einen einheitlichen Fortsatz vortäuschen, spricht man bei derartigen afferenten Zellen von *bipolaren oder pseudounipolaren Nervenzellen*.

Der funktionell wichtigste Teil einer Nervenfasers ist ihr zentraler Anteil, der als dünner Protoplasmastrang mit dem Zellplasma verbundene *Achsenzylinder* (= Axon). (Beim motorischen Neuron ist der Achsenzylinder ein Neurit, beim afferenten = sensiblen Neuron der zellulipetal leitende Fortsatz.) Das Axon erscheint im ungefärbten Zustand homogen. Bei entsprechender Anfärbung lassen sich lichtmikroskopisch zahllose, feine Längsfibrillen, *Neurofibrillen*, erkennen. Sie sind Äquivalente der elektronenmikroskopisch nachweisbaren *Neurofilamente* und *Neurotubuli*.

Sehen wir von den Cyclostomen ab, so besitzen alle peripheren und zentralen Nervenfasern eine *Gliascheide* (Axonscheide). Sie wird von Stützzellen des Nervengewebes, von *Gliazellen* (s. S. 497) gebildet, im Zentralnervensystem von Oligodendrozyten und Astrozyten. Bei den peripheren Nervenfasern wird die Scheide durch periphere Gliazellen, *Schwannsche Zellen*, aufgebaut. Die Gliascheide kann nur ein einzelnes Axon einschließen, enthält dann reichlich Lipide und wird als *Markscheide* (*Myelinscheide*) bezeichnet. Sie verleiht den Nervenfasern ein weißes, glänzendes Aussehen. Bei der Markscheidenbildung umschließen Schwannsche Zellen (bei peripheren Nervenfasern) bzw. Oligodendrozyten (im Zentralnervensystem) zunächst die Nervenfasern vollständig und rollen sich dann viele Male um das Axon. Im elektronenmikroskopischen Bild zeigt ein Querschnitt durch eine markreiche Faser eine Vielzahl von Lamellen, die jedoch nur die einzelnen Lagen einer dichtgewickelten Spirale aus Plasmalemm und Zytoplasma der markscheidenbildenden Zelle darstellen. Die einander zugekehrten Grenzflächen der Lamellen (d. h. jeweils das Plasmalemm) verhaften sich aneinander und formen das lipidreiche *Mesaxon*. Das gesamte Lamellensystem entspricht der Myelinscheide der Lichtmikroskopie.

Ist die Markscheide, wie z. B. bei präganglionären Fasern des vegetativen Nervensystems, nur schwach ausgebildet (d. h. elektronenmikroskopisch die Zahl der Wicklungen gering), spricht man von *markscheidenarmen* (schwach ummarkten) Nervenfasern. Bei den *mark(scheiden)losen* (markscheidenfreien) Nervenfasern sind mehrere feine Nervenfasern in eine Schwannsche Zelle eingelassen (z. B. postganglionäre Fasern des vegetativen Nervensystems) oder bündelweise von Astrozytenfortsätzen umhüllt.

Die Schwannschen Zellen sind etwa 1 mm lang. Die Grenze zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schwannschen Zellen wird als *Ranvierscher Schnürring* bezeichnet. Hier bilden, wie das elektronenoptische Bild zeigt, die Lamellen beider Schwannscher Zellen fingerförmige Ausläufer, die sich ineinander verzahnen. Die peripheren Nervenfasern werden zusätzlich zur Schwannschen Scheide (= Neurilemm) durch ein aus Basallamina und Gitterfaserhülle aufgebautes *Endoneurium* umschlossen.

Wird eine Nervenfasers durchtrennt, so degeneriert der distale Abschnitt der durchschnittenen Faser. Der proximale Faseranteil und die Zelle selbst können Zeichen einer Schädigung zeigen. Die peripheren Nervenfasern regenerieren im allgemeinen wieder, der proximale, mit dem Perikaryon verbundene Stumpf wächst erneut aus. Die auswachsenden Nervenfasern bedienen sich, wie es scheint, beim

Aufsuchen ihrer ehemaligen Verlaufsstrecke der persistierenden Hüllzellen, die den früheren Achsenzylinder umgaben. Im Zentralnervensystem regenerieren durchschnittene Nervenfasern nicht (oder nur in geringem Maße). Die experimentelle Durchtrennung von Faserbündeln in Gehirn oder Rückenmark und die darauf folgende Degeneration des distalen Faserabschnittes vermitteln – durch die unterschiedliche Anfärbung der degenerierenden Fasern – wichtige Aufschlüsse über den komplizierten Faserverlauf im Zentralnervensystem.

Man ist geneigt, die Erregungsleitung im Nerven per Analogie mit der Leitung des elektrischen Stromes zu vergleichen. Es läßt sich zeigen, daß während des Ablaufs einer Erregungswelle längs einer marklosen Nervenfaser plötzliche Verschiebungen von K^+ - und Na^+ -Ionen durch die Membran stattfinden und an der Faseroberfläche augenblickliche Änderungen des elektrischen Potentials auftreten. Das positive Oberflächenpotential wird jeweils für den Moment des Erregungsdurchganges negativ. Das Fortschreiten der Erregung in der Nervenfaser geht somit mit einer synchron ablaufenden Wanderung eines Potentialumschlages an der Faseroberfläche einher. Gleichzeitig treten im Achsenzylinder rasche Stoffwechseländerungen auf – Änderungen, die analog den Vorgängen bei der Muskelkontraktion eine schnelle Freisetzung von Energie ermöglichen. Bei den markhaltigen Nervenfasern erfolgt die Depolarisierung jeweils im Bereich der Ranvierschen Schnürringe, wo die Markscheide fehlt. Der Aktionsstrom springt von einem Ranvierschen Schnürring zum anderen, die Erregung pflanzt sich sprunghaft, „saltatorisch“, und damit schneller fort als in der marklosen Nervenfaser.

Jedoch kann eine Nervenenerregung, wenn sie auch noch so schnell abläuft, allein schon wegen der unterschiedlichen Geschwindigkeit nicht mit der elektrischen Leitung verglichen werden. Selbst bei den am schnellsten leitenden Nervenfasern der Säuger ist die Geschwindigkeit nur ungefähr 130 m pro Sekunde. Bei einigen besonders langsamen Nervenfasern der Säuger beträgt die Leitungsgeschwindigkeit noch nicht einmal $\frac{1}{2}$ m pro Sekunde. Bei niederen Vertebratengruppen sind die Geschwindigkeiten der Erregungsleitung im Durchschnitt ebenfalls sehr gering. Es ist offensichtlich, daß bei großen Tieren (etwa beim Elefanten) die Verzögerungen zwischen Reizperzeption und Reizbeantwortung selbst bei den einfachsten Reflexen eine Koordination erschweren kann.

Die wichtigsten Charakteristika einer Nervenenerregung seien kurz erwähnt. Sie ist anonym und unspezifisch. Die Art der Empfindung, die zum Bewußtsein kommt, hängt von den Zentren ab, die sie empfangen, und nicht von der Art der zugeleiteten Erregung. Könnte das Schaltschema geändert werden, so würden Nervenenerregungen aus der Riechschleimhaut z. B. eine Lautempfindung vermitteln, wenn sie von einem akustischen Zentrum empfangen würden. Eine Nervenfaser kann eine Erregung ohne weiteres in jeder Richtung leiten. Die normalerweise vorhandene gerichtete Erregungsleitung ergibt sich aus den Eigenheiten der Faserverbindungen, der Synapsen. Die Neurone sind anatomisch „polarisiert“. Wie im Falle der Kontraktion einer Muskelfaser ist die Erregung einer Nervenfaser ein Alles- oder Nichtsphänomen. Jedoch kann die Stärke einer von einem Nerven als Ganzes geleiteten Erregung variieren. Es können Unterschiede in der Zahl der erregten einzelnen Nervenfasern vorhanden sein. Ferner kommen die Impulse gewöhnlich nicht einzeln, und eine schnelle Folge von Erregungen kann (wie bereits erwähnt) z. B. kumulative Wirkung auf den Effektor haben.

Die Synapse

Ein einziges Neuron überspannt niemals die ganze Entfernung zwischen dem die Erregung auslösenden Sinnesrezeptor und der erregten Muskelfaser oder der Drüsen-

zelle. Die Erregungsleitung erfolgt über eine Neuronenkette, die mindestens aus zwei und gewöhnlich aus mehr Neuronen besteht; die Kontaktstelle zwischen zwei einander folgenden Neuronen wird als **Synapse** bezeichnet. Typischerweise zweigt sich hier das Endstück eines Axons in feine Fibrillen auf, die sehr nahe an die Dendriten oder den Zelleib des zweiten Neurons heranreichen, aber damit nicht in eine kontinuierliche Verbindung treten. Die Messung der Geschwindigkeit der Erregungsleitung zeigt, daß für die Überbrückung der Faserdiskontinuität an der Synapse ein deutliches Zeitintervall (von einem winzigen Bruchteil einer Sekunde) benötigt wird. Der Synapsenspalt wird bei den meisten Vertebraten auf chemischem Wege überbrückt. Geringe Mengen chemischer Substanzen – sogenannte **Transmitter** – werden an der Endaufzweigung der zuleitenden Nervenfasern freigesetzt, diffundieren durch den 20 nm breiten Spaltraum und erregen das folgende Neuron. Acetylcholin ist die gebräuchlichste Überträgersubstanz.

Der Reflexbogen

Bevor wir kompliziertere Strukturen des Nervensystems betrachten, wollen wir die Grundzüge der einfachsten Form der Nerventätigkeit erwähnen, des **Reflexes**. Seine morphologische Grundlage ist der **Reflexbogen** (Abb. 385; 386 A). Reflexbewegungen, wie das „reflektorische“ Zurückziehen des nackten Fußes, der in einen Nagel getreten ist, oder der Hand, deren Finger einen heißen Ofen berührt haben, sind uns

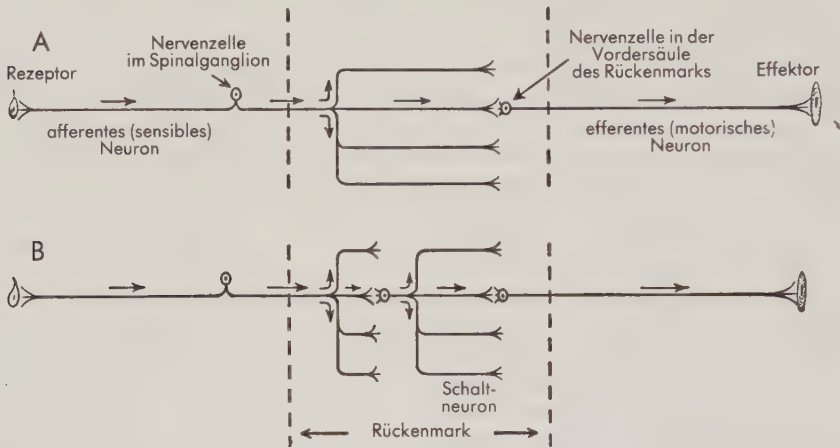


Abb. 385. Reflexschema für direkte und indirekte Reflexe (im Rückenmark gelegener Abschnitt des Reflexbogens durch unterbrochene Linien abgegrenzt, vgl. Abb. 386). A Direkter Reflex; der Leitungsbogen besteht aus zwei Neuronen; B durch Zwischenschaltung eines Neurons (Schaltneuron) oder mehrerer Neurone entsteht ein zusammengesetzter Reflexbogen (indirekter Reflex), die Zahl der möglichen efferenten Leitungswege wird dadurch vermehrt. Das Schema ist stark vereinfacht. Es berücksichtigt nicht, daß die meisten efferenten Neurone (ebenso wie die Schaltneurone) Impulse von zahlreichen anderen Neuronen empfangen und so die von ihnen ausgehenden Erregungen vielfältig modifiziert werden können.

allen vertraut. Auf welche Weise kommen sie zustande? Ein Reiz ruft an einer Sinneszelle oder am freien Ende einer Nervenfasern eine Erregung hervor. Sie wird über eine lange *afferente (sensible)* Nervenfasern zentripetal zu dem Zellkörper dieses sensiblen Neurons (einer *pseudounipolaren*, bei den Cyclostomen *bipolaren* Nerven-zelle) geleitet. Das Perikaryon (Abb. 384 A, S. 473) liegt entweder in einem Spinalgan-

glion in der Nähe des Rückenmarks oder in einem Hirnnervenganglion in der Nähe des Gehirns (bei *Branchiostoma* im Zentralnervensystem). Von ihm geht ein zellulifugal leitender Fortsatz ab (nach der strengen Definition der Neurit), der in das Zentralnervensystem eintritt und sich normalerweise hier aufzweigt. Über die Synapsen seiner Endaufzweigungen wird ein Neuron oder eine ganze Reihe von Neuronen erregt. Umgekehrt kann jedes dieser Neurone Impulse von zahlreichen afferenten

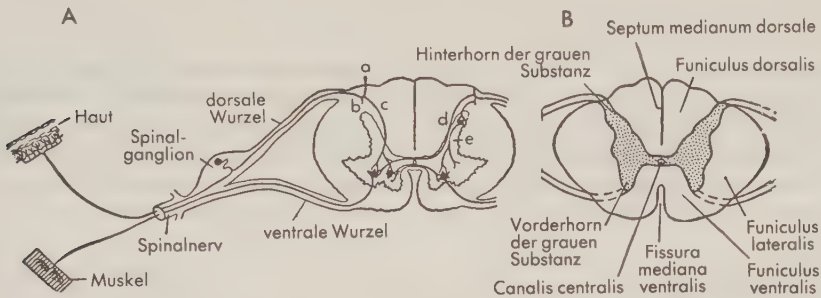


Abb. 386. A Schematische Darstellung der Reflexbahn in Rückenmark und Spinalnerv eines Säugers. Eine sensible, über die dorsale Wurzel in das Rückenmark eintretende Faser teilt sich in der weißen Substanz in einen auf- und einen absteigenden Zweig (a, b). Diese Faserzweige können in verschiedener Höhe Kollateralen zu motorischen Neuronen der gleichen Seite (c) oder der Gegenseite (d) des Rückenmarks abgeben oder zu Schaltneuronen (e) in Verbindung treten; B schematischer Schnitt durch das Rückenmark eines Säugers. Verteilung der grauen und weißen Substanz und Gliederung der weißen Substanz in Fasciculi. (Nach GARDNER)

Fasern erhalten, so daß die Erregung auf dem Wege zwischen Rezeptor und Effektor in verschiedener Weise beeinflusst werden kann.

Bei den einfachsten Reflexen können die afferenten Faserzweige unmittelbar an efferenten Neuronen enden, gewöhnlich motorischen Neuronen, deren Zelleib im Rückenmark oder Gehirn liegt und deren lange Neurite zu den Effektororganen ziehen (gewöhnlich zu den Muskelfasern). Ein solcher Reflexbogen bestünde nur aus zwei Neuronen. Meist ist aber auch ein einfacher Reflex um eine Stufe komplizierter und wird über eine Kette von drei Neuronen geleitet. Afferente Fasern haben gewöhnlich keine direkte Synapse mit motorischen Zellen, sondern stehen mit Schaltneuronen in Verbindung, die vollständig im Zentralnervensystem liegen. Sie senden zahlreiche sich aufzweigende Fortsätze aus, die zu einer großen Zahl motorischer Zellen treten. Dadurch wird die Zahl der möglichen Antworten auf einen bestimmten Reiz stark vervielfacht und umgekehrt die Zahl der Sinnesreize, die den gleichen motorischen Effekt hervorbringen, erhöht. Nicht immer führt die Erregungsübertragung zu einer Aktivierung des nächsten Neurons. Häufig werden Impulse gehemmt, die dem betreffenden Neuron aus anderen Quellen zufließen. Außerdem spielen selbst auf dieser relativ niedrigen Stufe nervöser Tätigkeit „Rückmelde“-mechanismen eine wichtige Rolle und komplizieren die Erregungsabläufe. Sicherlich kann ein einziger Impuls ein efferentes Neuron (im allgemeinen) nicht aktivieren. Die Erregung eines motorischen Neurons resultiert aus einer Summation der ihm zufließenden Impulse, unter denen es eine gewisse „Auswahl“ treffen kann. Wir haben hier ein Schlüsselbeispiel für die Art und Weise, in der eine Reihe komplizierter Mechanismen der Hirntätigkeit aufgebaut sein kann, nämlich durch die Entwicklung höherer Assoziationszentren mit der Einfügung weiterer Schaltneurone, in die eine Vielzahl von Nervenereignissen einströmt und von denen eine große Vielfalt von Antworten ausgehen kann, und der Ausbildung zusätzlicher Regelkreise.

Spinalnerven

Im Vergleich zum Zentralnervensystem ist das periphere Nervensystem einfacher gebaut. Es besteht im wesentlichen aus Nerven, die in fast jedes Gebiet des Körpers vordringen – Gruppen von Nervenfasern, die, in Bindegewebe eingehüllt, afferente Erregungen von sensiblen Endstellen zu Rückenmark oder Gehirn und efferente Erregungen zu Muskeln oder Drüsen leiten. Außerdem gehören zum peripheren Nervensystem die Ganglien, die im Verlauf der peripheren Nerven liegen und Zellen peripherer Neurone enthalten.

Typische paarige *Spinalnerven* (Abb. 386 A; 387) sind im allgemeinen in jedem Körpersegment vorhanden. Sie stehen durch eine ventrale und eine dorsale Wurzel mit dem Rückenmark in Verbindung. Die ventrale Wurzel (*Radix ventralis n. spinalis*) tritt am ventrolateralen Rand aus dem Rückenmark aus, die dorsale Wurzel (*Radix dorsalis*) – in deren Verlauf das Spinalganglion liegt – weiter dorsal in die Seitenwand des Rückenmarks ein. Bei den meisten Vertebraten vereinigen sich die beiden Wurzeln

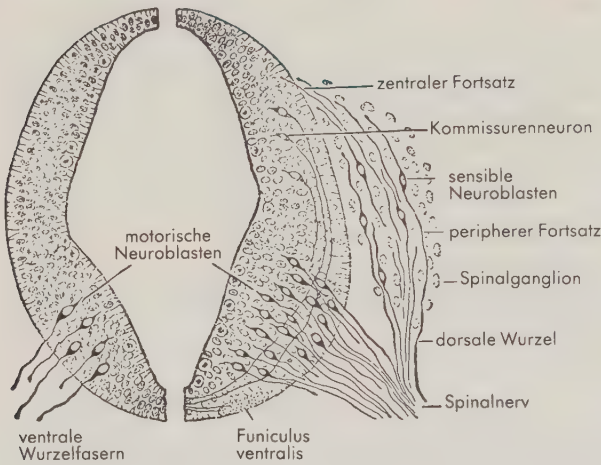


Abb. 387. Schnitt durch die Rückenmarksanlage eines jungen Säugerembryos. Links: Auswachsen von Nervenfasern (Neuriten) aus den motorischen Vorderhornzellen. Rechts: Ausbildung von Schaltneuronen bzw. Kommissurenneuronen im Rückenmark. Sensible Neuroblasten entwickeln sich in diesem Stadium aus Zellen der Neuralleiste (s. Abb. 77, S. 136). Die sensiblen Neuroblasten sind in diesem Stadium bipolar, die beiden Fortsätze sind getrennt und gehen an entgegengesetzten Stellen aus dem Zelleib hervor. Bei den höheren

Vertebraten differenzieren sich diese ursprünglich bipolaren Zellen in der weiteren Ontogenese zu den sogenannten pseudounipolaren Nervenzellen um, die scheinbar nur einen Fortsatz besitzen, der sich nach kurzem Verlauf T-förmig aufzweigt. (Nach AREY)

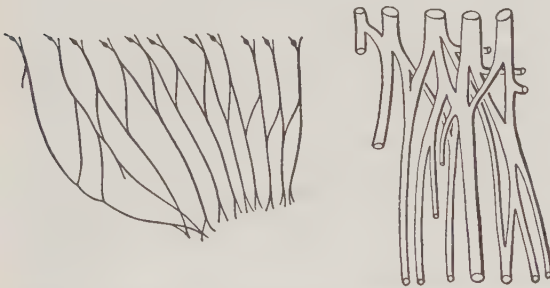


Abb. 388. Links: Nervenplexus für die Innervation der linken Bauchflosse einer Chimäre; Austausch von Faserbündeln zwischen den betreffenden segmental angeordneten Spinalnerven. Die beiden Wurzeln und das Spinalganglion sind jeweils am Ober- und am Unterrand der Abb. dargestellt. Die Flossenbasis liegt am Unterrand der Zeichnung. Rechts: Plexus brachialis für die Innervation der Vordergliedmaße eines Säugers (stärker vergrößert als die linke Abb.).

Die Spinalnervenzellen sind nicht abgebildet, die Zweige des Plexus vor ihrer Endaufzweigung durchgeschnitten; der kräftigste Nervenstamm ist der N. radialis, der den größten Teil der Vorderextremität innerviert. Die Anzahl der an der Plexusbildung beteiligten R. ventrales der Spinalnerven ist hier geringer als in der Fischflosse, das Geflechtmuster dagegen komplizierter.

zu einem Nervenstamm, dem *Spinalnerv*, der sich sofort wieder in verschiedene Zweige – *Rami* – aufteilt. Vernachlässigen wir für den Augenblick den *Ramus visceralis*, der zu den Eingeweiden verläuft, so finden wir gewöhnlich zwei Äste, einen *Ramus dorsalis n. spinalis* zu Muskulatur und Haut des Rückens und einen *Ramus ventralis* zu den ventrolateralen Abschnitten der Rumpfwand. Der Spinalnerv und seine Hauptäste führen sowohl afferente als auch efferente Fasern; die beiden Wurzeln zeigen jedoch eine deutliche Funktionsteilung. In der ventralen Wurzel verlaufen efferente Fasern, deren Zellen im Rückenmark liegen (Abb. 389). Die dorsale Wurzel der typischen Spinalnerven der höheren Vertebraten führt im wesentlichen afferente Fasern, deren Perikaryen im Spinalganglion liegen.

In vielen Segmenten des Rumpfes ist jeder Spinalnerv eine selbständige Einheit. Seine Zweige innervieren die axiale Muskulatur, die aus dem zu diesem Segment gehörenden Myotom hervorgegangen ist, versorgen ebenso einen entsprechenden Hautbezirk. In bestimmten Körperabschnitten jedoch, vor allem bei der Innervation der paarigen Extremitäten, kommt es durch die Verflechtung von Zweigen ventraler Spinalnervenäste zur Ausbildung von *Plexus* (Abb. 388) – des *Plexus brachialis* für die vordere Gliedmaße und des *Plexus lumbosacralis* für die Hinterextremität. Die Geflechtbildung führt zu dem Ergebnis, daß in jedem Gliedmaßenabschnitt die Muskeln von Fasern aus mehreren Spinalnerven versorgt werden können.

Konstanz der Innervation Auswachsen der Nervenfasern

Selbst in den komplizierten Nervengeflechten der Extremitäten finden wir für die Nervenversorgung eines bestimmten Muskels bei verschiedenen Tieren einen hohen Grad an Beständigkeit des Innervationsmusters. So entstand die Vorstellung (s. S. 261), daß die Innervation ein absolut konstantes Merkmal darstelle – daß ein bestimmter Muskel in jeder Generation und über lange Evolutionsreihen stets durch die gleichen Nervelemente und auf ähnlichen Wegen innerviert würde. Allerdings sind einige (wenn auch verhältnismäßig seltene) Fälle bekanntgeworden, für die diese Doktrin wohl nicht aufrechterhalten werden kann. Eine Diskussion dieses Problems führt uns zu der Frage, welche Mechanismen das Auswachsen der Nervenfasern regeln.

Im peripheren Nervensystem wachsen die efferenten Faserzüge von Nervenzellen, die im Rückenmark bzw. Gehirn liegen, zu den Muskeln aus, die sie innervieren. Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei den Wirbeltiervorfahren die afferenten Zellen ebenfalls im Rückenmark lokalisiert waren. Bei den Wirbeltieren gehen jedoch diese Zellen ontogenetisch vornehmlich oder ausschließlich aus der Neuralleiste des Embryos hervor (Abb. 77, S. 136). Sie wandern aus, bilden die Spinalganglien und senden Fasern sowohl zentralwärts zum Rückenmark als auch nach außen in die Peripherie. In der Kopfgregion stammt ein Teil der Zellen der Hirnnervenganglien aus Verdickungen der Epidermis – *Plakoden* –, die sich seitlich des Neuralrohres bilden, ein Teil aus der Neuralleiste.

Auf welche Weise finden nun diese aus Gehirn, Rückenmark oder Ganglien auswachsenden peripheren Nervenfasern ihren Weg zu motorischen oder sensiblen Endorganen? Einige Autoren haben angenommen, daß eine Art spezifischer, geheimnisvoller Affinität zwischen bestimmten Nervenfasern und bestimmten Organen bestünde, mit denen sie in Verbindung treten, so daß jede Nervenfaser ihren speziellen Partner findet. Sicherlich besteht in gewissem Maße eine spezifische Verbindung, da weder efferente Fasern sich an sensiblen Strukturen, noch afferente Nervenfasern an Muskelfasern anheften. Experimentelle Untersuchungen, wie z. B. die Transplantation einer Gliedmaßenknospe von Urodelen, zeigen, daß die transplantierte Muskula-

tur Nervenfasern anzieht, allerdings nicht notwendigerweise die gleichen, die sie unter normalen Bedingungen innervieren würden. Es scheint, daß die aus dem Neuralrohr auswachsenden Nervenfasern Leitstrukturen folgen, die in dem umgebenden Gewebe entstehen. Diese Leitstrukturen sind allerdings von submikroskopischer Größenordnung und werden durch die Ausrichtung des Mizellargerüsts gebildet. Ist erst die Verbindung zu bestimmten Strukturen der Peripherie aufgenommen, so schließen sich diesen *Pionierfasern* andere, gewissermaßen etwas verspätet auswachsende Nervenfasern an. Dabei dürfen wir nicht vergessen, daß die Wege zu den Organanlagen, vor allem den Somiten, im Embryonalkörper zunächst sehr kurz sind. Da die topographischen Beziehungen zwischen Neuralrohr und Organanlagen in den einander folgenden Generationen ziemlich übereinstimmen, entsteht ein ähnliches Muster der Nervenverbindungen. Damit entfällt die Notwendigkeit, eine Spezifität der Verbindung bestimmter Nervenfasern mit bestimmten Organanlagen annehmen zu müssen.

Nervenkomponenten und Zusammensetzung der Spinalnerven

Für das Studium sowohl des peripheren als auch des zentralen Nervensystems hat sich die Unterscheidung verschiedener Nervenkomponenten sehr bewährt. *Afferente wie efferente Fasern* können jeweils in *somatische und viscerale Komponenten unterteilt werden* (Abb. 389). *Somatosensible* (= somatische afferente) Fasern leiten die Erregungen von der Haut und der Muskulatur zentralwärts (extero- und propriozeptive

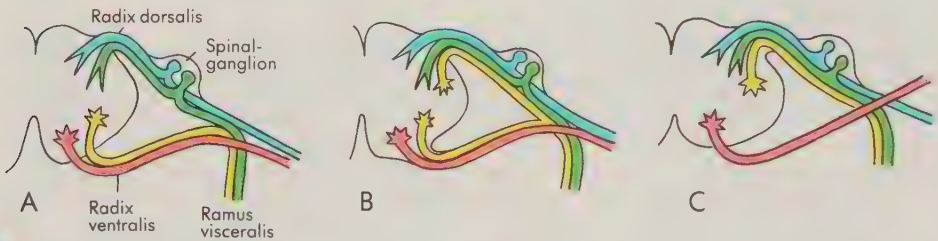


Abb. 389. Verteilung der Nervenkomponenten in der dorsalen und der ventralen Wurzel der Spinalnerven. Somatosensible Fasern: blau; viscerosensible Fasern: grün; visceromotorische Fasern: gelb; somatomotorische Fasern: rot. A Typischer Säugerstatus; die dorsale Wurzel ist nahezu rein sensibel und fast alle motorischen Fasern verlaufen über die ventrale Wurzel; B primitiver Zustand bei niederen Vertebraten; einige visceromotorische Fasern treten durch die hintere Wurzel aus; C wahrscheinlicher Primitivzustand: dorsale und ventrale „Wurzel“ sind getrennte Nerven; die visceromotorischen Fasern verlaufen in dem dorsalen Nerv, der ventrale Nerv ist rein somatomotorisch (s. Abb. 390).

Erregungen in der Terminologie der Physiologen). *Viscerosensible* (= visceroaferente) Fasern vermitteln dagegen Erregungen von den (enterozeptiven) Sinnesendstellen des Darmes und anderer innerer Organe. *Somatomotorische* (= somatische efferente) Nervenfasern verlaufen zur quergestreiften Muskulatur im „äußeren Rohr“ des Körpers und in den Extremitäten (d.h. zu ontogenetischen oder phylogenetischen Derivaten der Myotome). *Visceromotorische* (= visceroaferente) Fasern versorgen die Visceralmuskulatur der Darmregion sowie die glatte Muskulatur und die Drüsen in anderen Körperbezirken. Somit enthält jeder typische Spinalnerv vier Komponenten, zwei sensible in der dorsalen Wurzel und die beiden motorischen (bei den höheren Vertebraten in der ventralen Wurzel). Alle vier Komponenten durchmischen sich im Spinalnerv (Abb. 389 A).

Wenn wir die Wirbeltierreihe hinabsteigen, finden wir eine Abkehr von dieser Zwei-und-Zwei-Aufgliederung der Nervenkomponenten in den Spinalnervnerv-

zeln. Die visceromotorischen Fasern lassen die Tendenz erkennen, über die dorsale Wurzel auszutreten (anscheinend ein primitiver Zustand), so daß sich schließlich eine Aufteilung der Komponenten von drei zu eins ergibt (Abb. 389 B, C). Selbst bei den Säugetieren bestehen Anzeichen, daß einige visceromotorische Fasern möglicherweise die dorsale Wurzel für ihren Austritt aus dem Rückenmark benutzen, und bei den Amphibien und den kieferbesitzenden Fischen scheinen regelmäßig visceromotorische Fasern auch in der dorsalen Wurzel vorhanden. Im Zusammenhang mit der unterschiedlichen Zuordnung der Nervenkomponenten zu den Nervenwurzeln stehen wohl auch die Differenzen im morphologischen Verhalten der Spinalnerven. Bei den meisten Wirbeltiergruppen vereinigen sich dorsale und ventrale Wurzel vollständig zu einem Spinalnerv. Beide treten am Rückenmark in gleicher Höhe ein bzw. aus. Bei niederen Vertebraten finden wir jedoch eine Tendenz zu einem alternierenden Abgang von dorsaler und ventraler „Wurzel“ in ungleicher Segmenthöhe (besonders ausgeprägt bei *Petromyzon* – und bei *Branchiostoma*). Bei Haien und Schleimfischen unterbleibt eine vollkommene Verschmelzung der beiden Wurzeln, und bei *Petromyzon* und *Branchiostoma* verbinden sie sich überhaupt nicht mehr; dorsale und ventrale „Wurzeln“ bilden ganz getrennte Nervenstränge (Abb. 390). Wahrscheinlich ist dies ein primitiver Zustand, der uns durchaus logisch erscheint. Die ventralen Nerven führen bei *Branchiostoma* ausschließlich, bei *Lampetra* ganz überwiegend somatomotorische Fasern und liegen den Myomeren gegenüber, die sie versorgen. In den

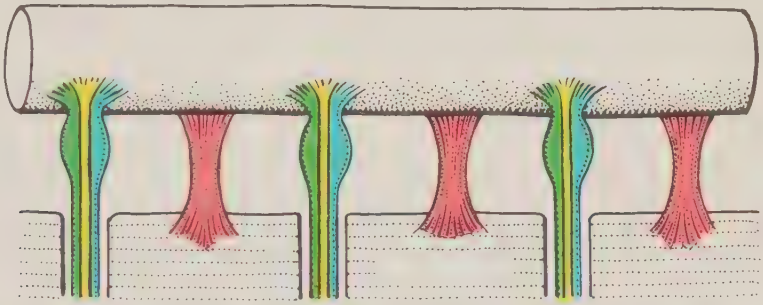


Abb. 390. Rückenmark und Spinalnerven der linken Seite eines Neunauges in der Ansicht von dorsal (Vorderende des Tieres links). Alternierende Anordnung der getrennten ventralen und dorsalen Spinalnerven entsprechend der Anordnung der Myotome und der Myotomzwischenräume. Nervenkomponenten mit gleicher Farbe gezeichnet wie in Abb. 389.

dorsalen „Wurzeln“ verlaufen alle sensiblen Fasern und die visceromotorischen Elemente. Sie ziehen (verständlicherweise) zwischen den Myomeren nach außen. Dieses Verhalten wird, wie erwähnt, bei den meisten Vertebraten stark modifiziert. Dorsale und ventrale Wurzeln vereinigen sich zu dem (allerdings vielfach sehr kurzen) Spinalnerven, und beide Wurzeln enthalten jeweils zwei Nervenkomponenten. Die Branchialnerven (s. S. 490), die keine somatomotorischen Fasern führen, besitzen weder eine ventrale, noch eine dorsale Wurzel. Ihre Fasern treten an der Seitenwand des Rautenhirns (Medulla oblongata) aus.

Eingeweidennervensystem

Bei den entfernten Vorfahren der Wirbeltiere bestand (wie bei den Eichelwürmern) das Nervensystem wahrscheinlich aus zwei mehr oder weniger getrennten Anteilen. Der eine Abschnitt bildete ein nur in geringem Maße organisiertes System oberflächli-

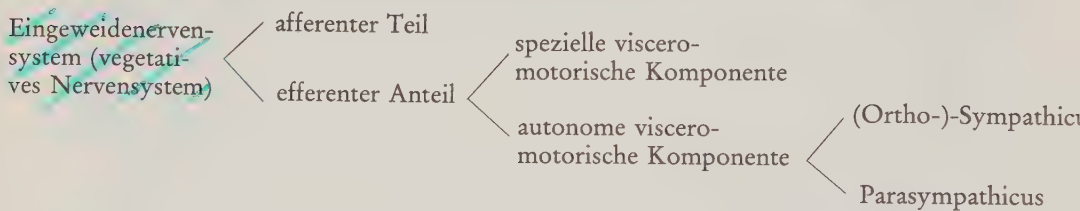
cher Nervenstrukturen, das auf äußere Reize antwortete; der zweite Teil bestand aus einem Netzwerk von Nervenzellen und -fasern, das den Darm und andere innere Organe umgab und deren Tätigkeit unmittelbar aufeinander abstimmte und dem inneren Milieu des Körpers anpaßte. Bei den Wirbeltieren ist der der Außenwelt zugeordnete Teil des Nervensystems höher organisiert und dominant geworden. Das alte „Darmnervensystem“ bleibt erhalten, und es sind Anzeichen vorhanden, daß der Darm bis zu einem gewissen Grade noch lokale Antworten auf innere Reize geben kann. Mit der Höherentwicklung des Umweltnervensystems des Rückenmarks und des Gehirns haben diese Anteile sozusagen fortschreitend das Nervensystem der Eingeweide erobert und in großem Maße seine Unabhängigkeit aufgehoben. Vor allem bei den höheren Vertebraten sind leistungsfähige Verbindungen eingerichtet worden, und die nervöse Steuerung erfolgt für einen großen Teil der Tätigkeit der Eingeweide durch das Rückenmark und die Kerngebiete des Hypothalamus (s. S. 515). Wie wir aus eigener Erfahrung wissen, werden sensible Erregungen aus den Eingeweiden und die dadurch ausgelösten motorischen Antworten im allgemeinen den höheren Zentren des Gehirns nicht mitgeteilt; wir „wissen“ wenig darüber, was unsere Eingeweide „empfinden“, und haben über sie kaum eine bewußte Kontrolle.

Die afferenten Bahnen des Eingeweidenervensystems erfordern keine eingehende Erörterung. Von den sensiblen Nervenendigungen in der Darmschleimhaut und aus den anderen Organen der Eingeweide ziehen sensible Fasern zu Rückenmark und Gehirn. Sie verlaufen in besonderen Nervenstämmen, die unten besprochen werden, oder im N. vagus (dem 10. Hirnnerven), der sich über den größten Teil der Länge des Darmrohres und seiner Derivate ausbreitet.

Autonomes Nervensystem

Die in den Branchialnerven verlaufenden visceromotorischen Bahnen vom Gehirn zu den quergestreiften Muskeln des Kiemenbogensystems sollen später besprochen werden. Die übrigen visceromotorischen Fasern innervieren die glatte Muskulatur und die Drüsen des Körpers, sie bilden das autonome Nervensystem (im Hinblick auf seine im allgemeinen selbständig ablaufenden, nicht willkürlich beeinflussbaren Reflexe so bezeichnet) (Abb. 391–394).

Man kann somit das Eingeweidenervensystem in folgender Weise gliedern⁴⁰:



In Verlauf und Aufbau unterscheiden sich die visceroefferenten Bahnen vom Rückenmark zu den Endorganen deutlich von den zuvor beschriebenen somatomotorischen Fasern. Efferente viscerale Erregungen verlaufen über zwei aufeinanderfol-

⁴⁰ Die nachfolgenden Termini werden vielfach in recht unterschiedlichem Sinn gebraucht. Der Ausdruck: Sympathicus bzw. sympathisch wird (a) durch verschiedene Autoren genauso eng abgegrenzt wie hier; (b) von anderen dem Terminus: autonomes Nervensystem gleichgesetzt; (c) als Synonym für: Eingeweidenervensystem (vegetatives Nervensystem) verwendet, umfaßt also in diesem Falle sowohl die afferenten als auch die efferenten Komponenten. Eine weitere Verwirrung in der Terminologie entsteht dadurch, daß manche Autoren unter dem Begriff „autonomes Nervensystem“ das gesamte Eingeweidenervensystem mit seinen afferenten und efferenten Anteilen verstehen.

gende Neurone. Das erste, *präganglionäre Neuron*, ist einem somatomotorischen Neuron vergleichbar; sein Zellkörper liegt im Rückenmark. Sein Neurit verläßt als markhaltige Nervenfasern jeweils in einem bestimmten Segment das Rückenmark, tritt in den Spinalnerven ein und zweigt sich sofort wieder als *Ramus visceralis* (= *R. communicans albus*) ab (Abb. 389; 391). Der *R. visceralis* legt jedoch nur ein Teilstück des Weges zum Effektororgan, der Muskulatur oder der Drüse, zurück; denn er endet unterwegs in einem Ganglion des autonomen Nervensystems. Hier wird die Erregung auf ein zweites, ein *postganglionäres Neuron*, übertragen, dessen (gewöhnlich mark-scheidenloser) Neurit die Wegstrecke zum Endorgan vollendet. Die postganglionären Neurone stammen von der Neuralleiste ab und wandern in der Ontogenese längs der auswachsenden Nervenfasern aus.

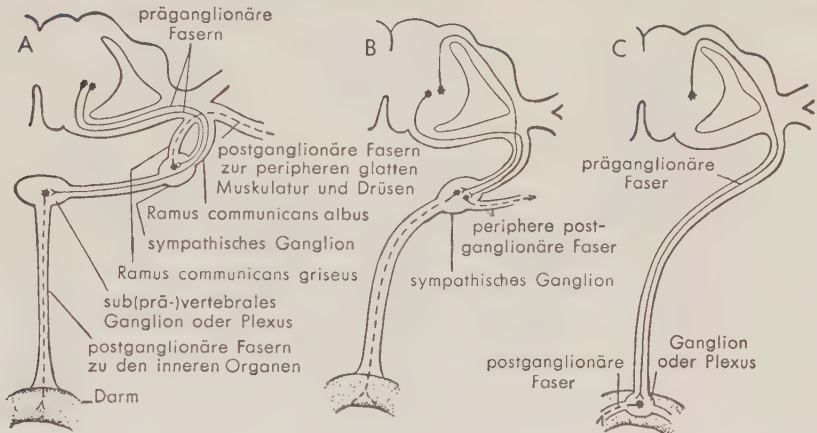


Abb. 391. Schematische Darstellung der Faserbahnen des autonomen Nervensystems. A Sympathicus der Säugetiere. Prä- und postganglionäre Fasern des Sympathicus, laterale Ganglienketten (Grenzstrang, jederseits vor den Querfortsätzen der Wirbel) und unpaare subvertebrale Ganglien. Die in den Thoracolumbalsegmenten über die ventrale Wurzel austretenden präganglionären Fasern leiten die Erregung in den Ganglien auf ein postganglionäres Neuron über, dessen Neurit – entweder über die Spinalnerven (via *Ramus communicans griseus*) oder gemeinsam mit den Blutgefäßen – zu den Erfolgsorganen (u. a. Eingeweide, Blutgefäße, Drüsen, Herz, Geschlechtsorgane) verläuft; das postganglionäre Neuron ist in jedem Fall von beträchtlicher Länge; B Sympathicus vieler niedrigerer Vertebraten; ein typischer Grenzstrang ist nicht ausgebildet, eine Unterscheidung von zwei verschiedenen Gangliengruppen nicht möglich. Die Fasern verlaufen meist selbständig oder zusammen mit den Blutgefäßen statt mit den (somatischen) Nervenstämmen; C Parasympathicus. Die präganglionäre Faser überbrückt fast die ganze lange Strecke von Rückenmark oder Gehirn zum Erfolgsorgan, in dessen unmittelbarer Nähe das Ganglion liegt, in dem die Übertragung auf das kurze postganglionäre Neuron erfolgt.

Bei den höheren Vertebraten kann aufgrund der Ergebnisse anatomischer und physiologischer Untersuchungen das autonome Nervensystem in zwei Anteile gegliedert werden: (1) den *Sympathicus* (im engeren Sinne oder *Orthosympathicus* = thoracolumbales System) und (2) in den *Parasympathicus* (= craniosacrales System) (Abb. 392; 393). Die meisten Organe erhalten eine doppelte Innervation aus beiden Systemen. Beide differieren sowohl funktionell als auch topographisch (wobei allerdings die topographischen Unterschiede nicht absolut scharf sind). Eine Reizung der orthosympathischen Nerven führt zu einer erhöhten Aktivität eines Tieres, beschleunigt die Zirkulation und verlangsamt die Verdauungsprozesse. Sie macht, ganz allgemein ausgedrückt, kampfbereit und steigert die Lebensfreude. Die Wirkung des

Parasympathicus dagegen vermindert die Aktivität, regt die Verdauung an und begünstigt die „vegetative“ Phase des Daseins. Die postganglionären Neurone beider Systeme stimulieren die Muskulatur oder andere Endorgane, indem ihre Endaufzweigungen Transmitter abgeben. In den Nervenendigungen des Sympathicus sind dies *Noradrenalin* und *Adrenalin*, Hormone, die auch vom Nebennierenmark gebildet werden (s. Kapitel 17). Die Überträgersubstanz des Parasympathicus ist das *Acetylcholin*. Außerdem bestehen noch anatomische Unterschiede zwischen beiden Systemen. Bei den Säugern kommen die sympathischen Fasern aus den Thoracal- und Lumbalsegmenten des Rückenmarks. Parasympathische Fasern verlaufen in den Hirnnerven – vor allem dem N. vagus – und treten zusätzlich im Sacralbereich des Rückenmarks aus. Ein anderer anatomischer Unterschied ergibt sich aus der Tatsache, daß im sympathischen System die Erregungsüberleitung zum zweiten Neuron in peripheren Ganglien stattfindet, die nahe der Wirbelsäule liegen oder höchstens im

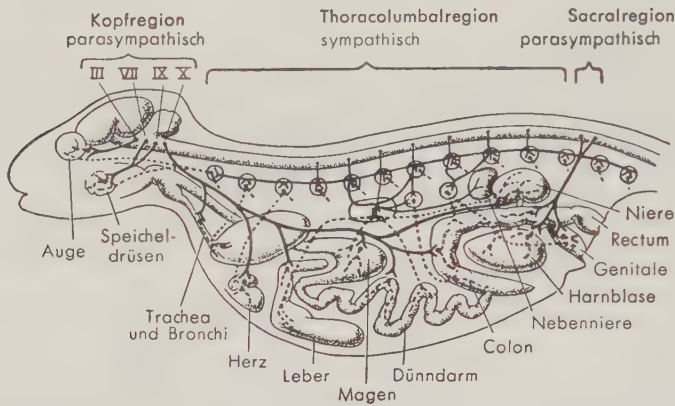


Abb. 392. Schematische Darstellung des autonomen Nervensystems bei einem Säuger. Dargestellt ist nur eine geringe Zahl der in Wirklichkeit vorhandenen Rumpfssegmente. Sympathische Ganglien (durch Kreise markiert) bilden eine Kette (Grenzstrang); die von den Kreisen ausgehenden kurzen, unterbrochenen Striche repräsentieren die Rami communicantes grisei, die sich den Spinalnerven anschließen und zur Körperperipherie ziehen. Die autonomen Nerven sind in parasympathische Elemente, die über die Hirnnerven und die sacralen Spinalnerven verlaufen, und sympathische Nerven geschieden, die aus den Thoracolumbalsegmenten kommen. Die beiden Systeme überdecken sich nahezu vollständig und erreichen fast jedes Organ. Im Sympathicus findet die Überleitung der Erregung auf die postganglionären Neurone zur Körperperipherie sowie zu den Organen in Kopf und Hals im Grenzstrang statt. Für die Faserbahnen zu den Baueingeweiden erfolgt sie in einer Reihe mehr ventralwärts gelegener Ganglien, Ggl. coeliacum, Ggl. mesentericum superius und Ggl. mesentericum inferius. Präganglionäre Fasern: ausgezogene Linie; postganglionäre Fasern: unterbrochene Linie.

Mesenterium dorsale, also nicht weit davon entfernt, bei den Säugetieren z. B. das *Ganglion coeliacum* (Abb. 391 A, B; 392). Die parasympathischen Ganglien sind dagegen in der Nähe ihrer Erfolgsorgane angeordnet. Das erste Neuron überbrückt hier nahezu die gesamte Entfernung zwischen Gehirn oder Rückenmark und dem betreffenden Organ (Abb. 391 C; 392).

Die Ausbildung des komplizierten autonomen Systems der Säugetiere scheint zum großen Teil stufenweise während der nach aufwärts führenden Evolution der Wirbeltiere stattgefunden zu haben. Bei den Teleosteen und allen Tetrapoden treten die Rami viscerales der Spinalnerven in eine Ganglienkette ein, den Grenzstrang, der jederseits längs der Wirbelsäule ausgebildet ist. Dort beginnen die Neurite der

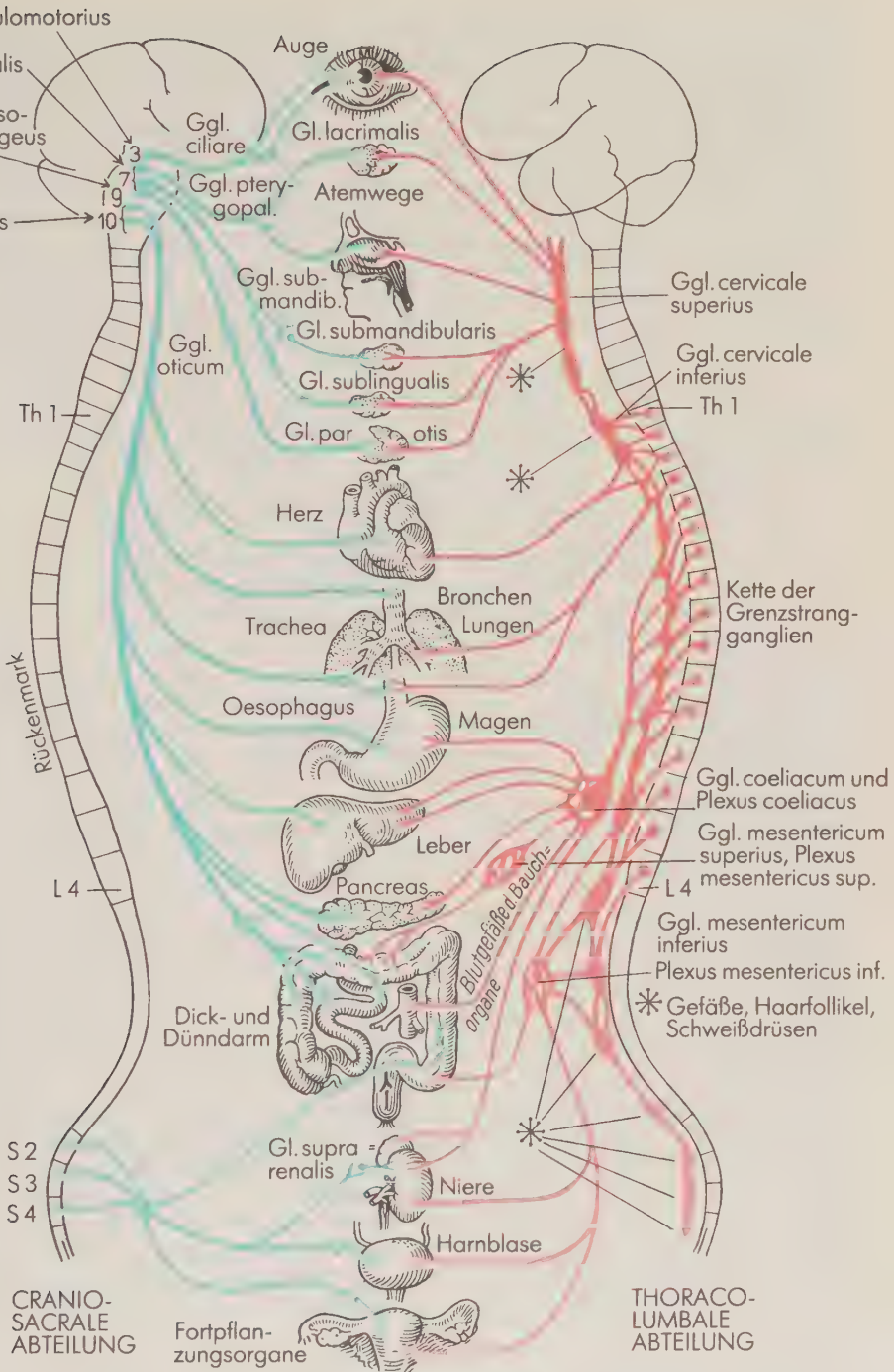


Abb. 393. Autonomes Nervensystem des Menschen. Links: parasympathisches System; rechts: (ortho)sympathisches System. (Aus MILLARD, KING und SHOWERS, Human Anatomy and Physiology)

postganglionären Neurone, die zur Peripherie, vor allem zur Muskulatur der Blutgefäße, zur glatten Muskulatur der Haut und zu den Drüsen, ziehen.

Bei den niederen Vertebraten verlaufen die vegetativen Fasern selbständig oder zusammen mit den Blutgefäßen. Bei den Säugetieren jedoch kehren die postganglionären Fasern z. T. als *Rr. communicantes grisei* von den Grenzstrangganglien zu den Spinalnerven zurück und erreichen mit deren Ästen die Erfolgsorgane, z. T. gelangen sie – wie bei vielen niederen Wirbeltieren – entlang der Blutgefäße zur Peripherie. Bei den Teleostern, deren autonomes Nervensystem dem der Landwirbeltiere bereits in wesentlichen Einzelheiten ähnelt, treten vegetative Fasern – anders als bei Haien und Cyclostomen – auch zur Haut. Die sympathischen Ganglien liegen meistens nahe der Wirbelsäule. Nur die langen präganglionären Fasern zur Harnblase erreichen ihre Synapse erst intramural. Postganglionäre Fasern der Rumpfsegmente ziehen nicht nur

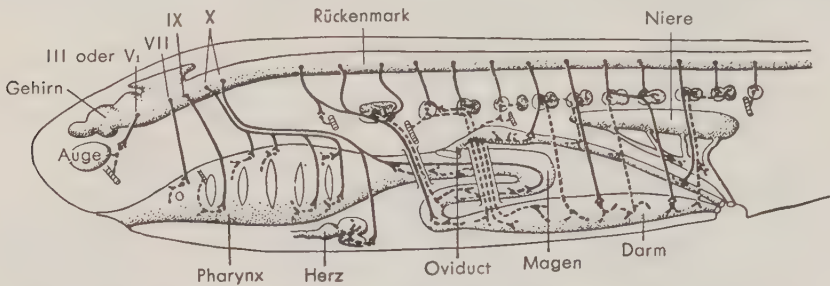


Abb. 394. Schematische Darstellung des autonomen Nervensystems bei einem Hai. Wie in Abb. 392 ist nur ein Teil der Rumpfsegmente dargestellt, „Beispiele“ werden nur für die Innervation der Baucheingeweide und der Blutgefäße gegeben. Den sympathischen Rumpfganglien – durch weiße Kreise symbolisiert – haben sich im allgemeinen Nester chromaffiner Zellen (Paraganglien, punktiert) angelagert. Eine Kette sympathischer Ganglien (Grenzstrang) ist nicht vorhanden. Ebenso fehlen Rami communicantes grisei zu Spinalnerven und eine regionale Zuordnung zum sympathischen oder parasympathischen System (vgl. Abb. 392). Präganglionäre autonome Nerven: ausgezogene Linie; postganglionäre Nerven oder Fasern: unterbrochene Linie. (Nach J. Z. YOUNG, modifiziert)

zum Magen, sondern auch in den Bereich des Kiemendarmes und selbst in die Kopfreion, deren Innervation bei den Haien noch ausschließlich dem N. vagus und anderen Hirnnerven vorbehalten ist. Bei den Selachiern (Abb. 394) finden wir auch noch keine regionale Sonderung in sympathische und parasympathische Fasertypen. Die autonomen Fasern im Kopfbereich verlaufen meist im N. vagus, der den Magen, ja sogar den Darm erreicht. Die vegetativen Ganglien im Rumpfbereich liegen z. T. in der Nähe der Wirbelsäule, z. T. – wie auch die autonomen Kopfganglien – peripher in der Nähe der Erfolgsorgane. Ein Grenzstrang ist noch nicht ausgebildet, dagegen lassen sich autonome Fasern zu den Blutgefäßen nachweisen, die bei den Cyclostomen noch fehlen. Bei den Rundmäulern ist das vegetative Nervensystem wenig weiter entwickelt als bei *Branchiostoma*, doch sind dem N. vagus autonome Fasern beige-mischt. Bei *Amphioxus* entsendet jeder dorsale „Nerv“ vegetative Fasern zu den Eingeweiden. Die Synapsen liegen organnah, die postganglionären Fasern bilden einen Plexus. Eine Unterscheidung von sympathischen und parasympathischen Fasern ist nicht möglich, eine vegetative Innervation von Haut und Blutgefäßen nicht bekannt.

Hirnnerven

In der Kopfgregion ist eine besondere Gruppe qualitativ unterschiedlicher Nerven vorhanden, die sich deutlich von den Spinalnerven unterscheiden, die *Hirnnerven* (Kopf- oder Cranialnerven) (Abb. 395). Sie wurden zuerst beim Menschen näher untersucht, ihre Bezeichnungen und ihre Numerierung basieren auf ihrer Funktion und Lage bei den Säugetieren. Obwohl – wie wir sehen werden – die für Mensch und Säuger typische Anordnung nicht für alle Vertebraten völlig zutrifft, wollen wir die Besprechung der Hirnnerven damit beginnen, daß wir sie mit den in der Humananatomie gebräuchlichen Namen aufführen und kurz charakterisieren:

- I. *N. olfactorius*: Sinnesnerv, vom Riechepithel.
- II. *N. opticus*: peripherer Hirnteil, von der Netzhaut des Auges.
- III. *N. oculomotorius*: Augenmuskelnerv zu vier der sechs Augenmuskeln.
- IV. *N. trochlearis*: Augenmuskelnerv zum M. obliquus bulbi superior.
- V. *N. trigeminus*: kräftiger Nerv mit drei Hauptstämmen. Hauptsächlich somatosensible Fasern für die Kopfgregion, visceromotorische Fasern zur Kiefermuskulatur.
- VI. *N. abducens*: Augenmuskelnerv zum M. rectus bulbi posterior (= lateralis), der das Auge abduziert.
- VII. *N. facialis*: teilweise sensibel, bei Säugetieren vor allem jedoch wichtig für die Innervation der Gesichtsmuskulatur.
- VIII. *N. stato-acusticus* (*N. vestibulocochlearis*): Sinnesnerv, vom Innenohr.
- IX. *N. glossopharyngeus*: schwächerer Nerv, hauptsächlich sensibel, innerviert (wie der Name sagt) u. a. die Schleimhaut von Zungengrund und Pharynx.
- X. *N. vagus*: kräftiger Nerv, sowohl sensibel als auch motorisch; beschränkt sich (wie der Name andeutet) nicht auf die Kopfgregion, sondern verläuft caudalwärts und innerviert den größten Teil der Eingeweide – Herz, Lunge, Magen, Darm usw.
- XI. *N. accessorius*: vom N. vagus abgegliederter motorischer Nerv zu Derivaten der Branchialmuskulatur.
- XII. *N. hypoglossus*: occipitaler Spinalnerv, motorisch, zur Muskulatur der Zunge.

Eine derartige Liste der Hirnnerven und ihrer Funktionen kann man zwar auswendig lernen, doch wird man dadurch kaum zu einem wirklichen Verständnis gelangen und deshalb nach weiteren Kriterien für die Gliederung dieser Nerven suchen. Die Hirnnerven treten uns in erstaunlicher Mannigfaltigkeit und scheinbar zufälliger Anordnung gegenüber, und es bleibt uns nur der Versuch, darin einen „Sinn“ zu finden. Gibt es gewisse Prinzipien ihrer Anordnung und Verteilung? Können sie in irgendeiner Form in natürliche Kategorien gruppiert werden?

Ein zusätzlicher Anreiz für eine sinnvollere Gliederung ergibt sich aus der Tatsache, daß das oben skizzierte Schema zwar für die Hirnnerven der Mammalia, aber keineswegs für alle Vertebraten gilt. Selbst die Zahl der Hirnnerven variiert. Ein eigentlicher N. hypoglossus fehlt beispielsweise bei den Fischen. Der N. accessorius ist bei den niederen Vertebraten Bestandteil des N. vagus. Dafür besitzen die meisten Wirbeltiere rostral einen kleinen N. terminalis, und ein Hauptzweig des Säugertrigeminus ist ursprünglich ein selbständiger Hirnnerv. Bei den Fischen ist häufig eine Reihe zusätzlicher „Occipitalnerven“ vorhanden, die am hinteren Ende des Hirnschädels austreten.

Ein Schlüssel für ihre Klassifikation liegt in der Betrachtung der Nervenkomponenten (s. Tafel 3), die etwas über die periphere Zuordnung der Nervenfasern aussagen. Wir haben erwähnt, daß bei den Spinalnerven vier verschiedene Nervenkomponenten vorhanden sind. Wir treffen sie auch bei den Hirnnerven wieder, doch bilden

zusätzlich die Nerven von Nase, Auge und Ohr eine besondere Gruppe „Sinnesnerven“, deren Komponente wir vielleicht am besten als *spezielle Somatosensibilität* bezeichnen. Auch für die visceralen Nervenfasern müssen wir von den allgemeinen noch spezielle sensible und motorische Komponenten unterscheiden. Als *spezielle viscerosensible* Komponente betrachten wir die Geschmacksfasern. Die Nerven zu

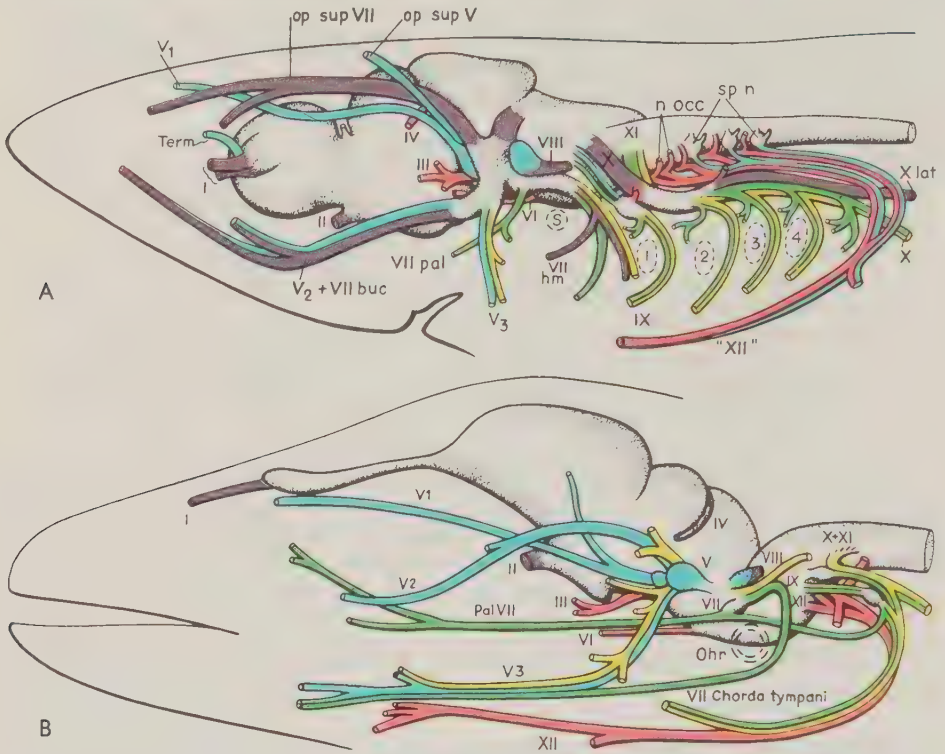


Abb. 395. Schema der Hirnnerven und Verteilung der Nervenkomponenten *oben* bei einem Hai (*Squalus*), *unten* bei einer Eidechse (*Anolis*). Nervenkomponenten: spezielle Somatosensibilität (Sinnesnerven = Nn. I, II, VIII und Lateralissystem): violett; allgemeine Somatosensibilität: blau; Viscerosensibilität: grün; Visceromotorik: gelb; Somatomotorik: rot. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hirnnerven. Abk.: buc R. buccalis; hm R. hyomandibularis; lat Stamm des N. lateralis; n occ Nn. occipitales; op sup R. ophthalmicus superficialis; pal R. palatinus; S Lage des Spiraculum; sp n vordere Spinalnerven; Term N. terminalis; 1–4 Lage der Kiemenspalten hinter dem Spiraculum; V₁ R. ophthalmicus (prof.) n. trigemini; V₂ R. maxillaris n. trigemini; V₃ R. mandibularis n. trigemini; Pal VII R. palatinus n. VII; „XII“ Stamm der vereinigten Occipital- und vorderen Spinalnerven, entspricht dem N. hypoglossus (XII) der Amnioten. Bei *Squalus*: spezielle somatosensible Komponenten der Nn. VII und X = Nn. lateralis. (*Squalus* nach NORRIS und HUGHES; Angaben für *Anolis* aus WILLARD, WATKINSON)

den quergestreiften Visceralmuskeln der Kiefer und der Kiemengregion, deren Verhalten von dem der Nerven des autonomen Systems deutlich abweicht, bilden eine besondere Kategorie mit einer *speziellen visceromotorischen Komponente*. Wir unterscheiden somit sieben verschiedene Komponenten, deren Verteilung auf die verschiedenen Hirnnerven aus Tafel 3 zu ersehen ist. Dabei ergibt sich (fast möchte man sagen zwangsläufig) eine Gliederung der Hirnnerven in drei Gruppen (in der Tabelle durch

Tafel 3 Nervenkomponenten der Hirnnerven

	1 Sinnes- nerven	2 Branchialnerven					3a Augen- muskel- nerven	3b Occi- pital- nerven
	Spezielle Somato- sensibi- lität	Allge- meine Somato- sensibi- lität	Allge- meine Viscero- sensibi- lität	Spezielle Viscero- sensibi- lität	Spezielle Viscero- motorik	Viscero- motorik (auto- nom)	Somato- motorik	Somato- motorik
0. N. terminalis		+						
I. N. olfactorius	+							
II. N. opticus	+							
III. N. oculomotorius						(+)	+	
IV. N. trochlearis							+	
V ₁ . N. ophthalmicus profundus		+				(+)		
V _{2,3} . eigentl. N. trigeminus		+			+			
VI. N. abducens							+	
VII. N. facialis	L	(+)	+	+	+	+		
VIII. N. stato-acusticus (N. vestibulocochlearis)	A							
IX. N. glossopharyngeus	L	(+)	+	+	+	+		
X. u. XI. N. vagus (und N. accessorius)	L	+	+	+	+	+		
XII. N. hypoglossus								+

Die propriozeptiven Fasern (Muskelsinn) sind nicht in die Tabelle aufgenommen. L = Lateralisfasern bei niederen Vertebraten; die metotischen Lateralisäste verlassen die Vagusgruppe (N. X) sehr bald, lediglich der R. lateralis inf. begleitet bei den ein Lateralissystem besitzenden Amphibien den R. intestinalis vagi eine gewisse Strecke. A = Nervenfasern vom Vestibularapparat plus Acusticusfasern bei den Tetrapoden. In Klammern gesetzt sind solche Nervenkomponenten, die in den jeweiligen Nerven entweder nicht regelmäßig oder nur in geringer Zahl vertreten sind. Die typischen Komponenten, die ein Hirnnerv in einer der drei Gruppen jeweils enthalten kann, sind durch lange senkrechte Striche abgegrenzt. Die visceromotorischen Fasern zum Ganglion ciliare (für die inneren Augenmuskeln), die – im allgemeinen – über den N. oculomotorius zugeleitet werden, stammen zum Teil vom N. ophthalmicus profundus. Von dieser Ausnahme abgesehen, ist die Zuordnung der Nervenkomponenten zu den verschiedenen Hirnnerven eindeutig.

Striche abgegrenzt), die im Hinblick auf ihre Komponenten (und damit auf ihre periphere Zuordnung) eindeutige Unterschiede zeigen: (1) *Sinnesnerven* (spezielle Somatosensibilität) = Nn. I, II und VIII sowie die Nn. laterales; (2) *Branchialnerven* (somatosensible, allgemeine und spezielle viscerosensible sowie allgemeine und spezielle visceromotorische Komponente) = Nn. V, VII, IX, X und XI; (3a) *Augenmuskelnerven* (somatomotorisch) = Nn. III, IV und VI, (3b) *Occipitalnerv(en)* (somatomotorisch) = N. XII. (Die Gruppen 3a und 3b werden wegen ihrer fast ausschließlich somatomotorischen Komponenten vielfach auch zusammengefaßt.) Die erste Kategorie der Hirnnerven (Sinnesnerven) stellt eine Besonderheit der Kopfregion dar; die anderen werden von manchen Autoren als stark modifizierte Äquivalente dorsaler und ventraler Wurzeln der Spinalnerven altertümlicher Vertebraten im Kopfbereich gedeutet, wobei es jedoch trotz aller bisher unternommenen Versuche nicht leicht fällt, sie selbst mit den getrennten dorsalen und ventralen Spinalnervenzweigen von *Petromyzon* und *Branchiostoma* sinnvoll zu vergleichen.

Sinnesnerven

Bei allen Vertebraten werden die drei Hauptsinnesorgane – Nase, Auge und Ohr – durch besondere Sinnesnerven innerviert. Bei primitiven aquatilen Vertebraten finden wir zusätzlich spezielle Nervenstämmе für die Seitenorgane, das Lateralissystem.

N. olfactorius (I). Wie früher erwähnt (s. S. 442), ist der *N. olfactorius* kein typischer Nerv. Seine Fasern sind Fortsätze der (primären) Sinneszellen der Riechschleimhaut und verlaufen zentralwärts zum Gehirn. Die Zellen dieser Nervenfasern liegen also nicht im Zentralnervensystem oder in seiner Nähe, sondern in der Peripherie. Bei den meisten Vertebraten bildet der *N. olfactorius* (im Gegensatz zu vielen niederen Vertebraten) keinen einheitlichen Strang, sondern besteht aus zahlreichen einzelnen Faserbündeln, die jeweils getrennt durch die Lamina cribrosa des Ethmoids treten. Bei Tieren mit einem gut ausgebildeten Organon vomeronasale (Amphibien, Ophidia, Lacertilia, viele Säuger, s. S. 445) ist ein besonderer Zweig für die Innervation dieses speziellen Geruchsorgans vorhanden.

N. opticus (II). Er wurde bereits beschrieben (s. S. 455) und ist – wie der *N. olfactorius* – kein typischer Nerv, sondern ein besonderer Fasertrakt des Gehirns. Seine Fasern verlaufen von der Ganglienzellschicht der Retina zentralwärts.

N. stato-acusticus (*N. vestibulocochlearis*) (VIII). Ein typischer Sinnesnerv, der (vornehmlich) Erregungen aus den Sinnesendstellen des Innenohres dem Rautenhirn zuleitet. Seine Fasern entspringen aus echten Ganglienzellen, die allerdings weit peripherer in der Nähe der Sinnesendstellen liegen.

Nn. laterales (s. Abb. 370, S. 458). Wir haben erwähnt, daß die Seitenorgane eng mit den Sinnesendstellen des Gleichgewichtssinnes verwandt sind, und so ist es verständlich, daß auch die Nerven zu den Lateralisorganen enge Beziehungen zum *N. stato-acusticus* aufweisen. Bei Fischen treten jederseits zwei Lateralisnerven in das Rautenhirn ein, ein prootischer Nervenstamm vor dem *N. VIII*, ein metotischer Lateralisnerv dahinter. Der *N. lateralis prooticus* versorgt den größten Teil der Seitenorgane des Kopfes; der hintere Lateralisstamm innerviert die Neuromasten der Occipitalregion und des Rumpfes. Das prootische Element der *Nn. laterales* tritt mit dem *N. facialis* in den Schädel ein. Seine Hauptäste – *N. ophthalmicus superficialis*, *R. buccalis* und *R. hyomandibularis* – verlaufen jedoch weitgehend unabhängig von den Facialisästen. Die beiden erstgenannten Lateraliszweige haben sich dem *N. trigeminus* angeschlossen. Die meisten oder alle Zweige des hinteren Lateralisstammes begleiten für eine kurze Strecke den *N. vagus*, einige können sich dem *N. glossopharyngeus* anlagern. Wenn die Lateralisäste manchmal als Teil der Nerven bezeichnet werden, denen sie sich angeschlossen haben, so geschieht dies lediglich aus konventionellen Gründen; grundsätzlich handelt es sich um eigenständige Bildungen.

Branchialnerven

Bei der Besprechung der Nervenkomponenten haben wir erwähnt, daß dorsale und ventrale Nervenwurzeln ursprünglich – wie heute noch bei Amphioxus und Neunauge – getrennte Nerven waren und daß bei primitiven Vertebraten die dorsalen Wurzeln nicht nur sensible Fasern, sondern ebenso visceromotorische Elemente führen. Die Komponentengliederung in Tafel 3 scheint für einen großen Teil der Hirnnerven gewisse Ähnlichkeiten mit den dorsalen Wurzeln der Spinalnerven anzuzeigen. Es fehlen ihnen somatomotorische Elemente, dagegen enthalten sie sensible und zum größten Teil auch visceromotorische Fasern. Wir finden eine solche Faserzusammensetzung bei den *Nn. terminalis*, *ophthalmicus profundus*, dem eigentlichen Trigeminus, den *Nn. facialis*, *glossopharyngeus* und *vagus* (Abb. 396). Die in nicht ganz glücklicher Weise manchmal auch als dorsale Wurzelreihe der Hirnnerven

bezeichnete Gruppe unterscheidet sich jedoch in einem wesentlichen Punkt von den dorsalen Wurzeln der Spinalnerven. Die genannten Nerven versorgen die Kiemenregion und sind primär als Branchialnerven entsprechend der Metamerie der Kiemenpalten segmental angeordnet. Der N. glossopharyngeus der Fische (Abb. 397) ist ein typischer Vertreter dieser Hirnnervengruppe. Er ist der ersten typischen Kiemenpalte zugeordnet, und sein Hauptstamm zieht hinter dieser Öffnung als *Ramus*

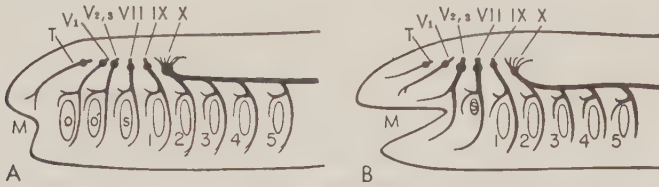


Abb. 396. Schema der Branchialnerven. A Hypothetischer primitiver Zustand; typischer Branchialnerv zu jeder Kiemenpalte (auch zu den beiden vorderen, die bei den gnathostomen Vertebraten verlorengingen) und ein N. terminalis zum vorderen Kopfende; B Zustand bei kieferbesitzenden Fischen. Abk.: M Mundöffnung; O, O' vordere Kiemenpalten, bei den Gnathostomen verlorengangen; S spiraculäre Spalte; T N. terminalis; 1-5 typische Kiemenpalten der Gnathostomen.

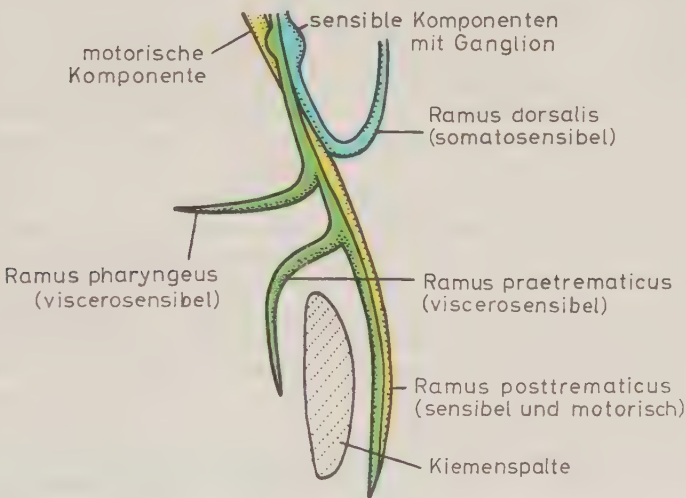


Abb. 397. Aufzweigung eines typischen Branchialnerven (dargestellt am Beispiel des N. glossopharyngeus der Fische). Nervenkomponenten mit gleicher Farbe gezeichnet wie in Abb. 395, S. 480.

posttrematicus (mit visceromotorischen und viscerosensiblen Fasern) abwärts. Der kleine *Ramus praetrematicus*, der vor der Kiemenpalte verläuft, und der *Ramus pharyngeus* (zum Mundhöhlendach) enthalten nur viscerosensible Fasern. Der vielfach fehlende *Ramus dorsalis* führt somatosensible Erregungen aus dem Bereich der Haut zu. Die der ersten typischen Kiemenpalte folgenden Kiemenöffnungen besitzen bei Fischen ein völlig vergleichbares Innervationsmuster, doch sind die Nervenäste zu den einzelnen Kiemenbögen alle Abzweigungen eines einzigen, großen, zusammengesetzten Nerven, des N. vagus. Vor der ersten typischen Kiemenpalte lagen bei ancestralen Vertebraten wahrscheinlich drei weitere „normal“ gestaltete Kiemenöffnungen mit typischen, dem N. glossopharyngeus vergleichbaren Branchialnerven,

doch hat bei allen Gnathostomen die Ausbildung der Kiefer eine deutliche Modifikation und Spezialisierung der Nerven dieser Region mit sich gebracht.

N. terminalis. Bei Vertretern aller Wirbeltierklassen, ausgenommen die Agnatha (zumindest die Cyclostomen) und die Vögel, läßt sich ein dünner Nerv nachweisen, der von der Nasenhöhle zum Zwischenhirn verläuft; er ist wohl sensibel, hat aber keine Beziehung zum olfaktorischen System. Möglicherweise stellt er den letzten Rest eines vordersten Branchialnerven dar, der ursprünglich die Mundregion innervierte (doch ist diese Vorstellung noch sehr hypothetisch).

N. ophthalmicus profundus (V_1). Der *N. ophthalmicus profundus* ist ein kräftiger Stamm, der somatosensible Fasern aus der „Schnauzen“-region führt. Bei den meisten Vertebraten ist er eng mit dem *N. trigeminus* verbunden und wird als erster seiner drei Stämme gezählt. Bei niederen Vertebraten ist er jedoch völlig von dem eigentlichen *Trigeminus* getrennt. Er scheint bei den altertümlichen Ostracodermen ein typischer, „vollständiger“ Branchialnerv gewesen zu sein, einer Kiemenspalte zugeordnet, die mit der Vergrößerung der Mundöffnung verlorenging.

N. trigeminus (V_2 , V_3). Der eigentliche *N. trigeminus* (*N. maxillo-mandibularis*) war wohl der zweiten Kiemenspalte der Ostracodermen zugeordnet, die gleich der vordersten verlorenging, als sich die Mundspalte im Zusammenhang mit der Ausbildung der Kiefer vergrößerte. Im Gegensatz zum *N. ophthalmicus profundus* bleibt er jedoch bei den Gnathostomen vollständiger erhalten und innerviert die Kiefermuskeln. Er hat außerdem eine somatosensible Komponente. (Obwohl der *N. trigeminus* auch an der sensiblen Innervation der Schleimhaut der Mundhöhle beteiligt ist, werden diese Nervenäste von den meisten Autoren als somatosensible Fasern angesprochen, da sie sich im stomodöalen Abschnitt der Mundhöhle ausbreiten). Der *N. trigeminus* besitzt zwei Hauptäste, den *Ramus maxillaris* (Oberkieferast) und den *Ramus mandibularis* (Unterkieferast), die dem *Ramus prae-* bzw. *posttrematicus* der typischen Branchialnerven ungefähr vergleichbar sind.

N. facialis (VII). Der *N. facialis* ist eigentlich der Branchialnerv der spiraculären Kiemenspalte und zeigt bei Fischen – abgesehen von einer Reduktion des *Ramus dorsalis* – die Gliederung eines typischen Branchialnerven mit einem *N. hyomandibularis* als posttrematischem Hauptast und einem *Ramus palatinus* (der den vereinigten *R. pharyngeus* und *R. praetrematicus* der typischen Branchialnerven entspricht). Ein Ast des *N. hyomandibularis*, der *Ramus mandibularis internus*, ist der *Chorda tympani* der Amnioten homolog, die Fasern aus den Geschmacksorganen und visceromotorische Fasern für einen Teil der Speicheldrüsen führt. Wie bereits erwähnt, schließen sich dem *N. facialis* bei Fischen, bei larvalen und bestimmten adulten Amphibien Äste des protischen *N. lateralis* an. Bei den Säugetieren hat sich die Muskulatur des Hyoidbogens, die von den visceromotorischen Ästen des *N. facialis* innerviert wird, als mimische Muskulatur über Kopf und Gesicht ausgebreitet (daher der Name: *Facialis*).

N. glossopharyngeus (IX). Dieser relativ schwache Nerv ist, wie erwähnt, bei Fischen der ersten typischen Kiemenspalte zugeordnet, er ist bei Tetrapoden klein und unbedeutend und innerviert motorisch die quergestreifte viscereale Muskulatur des Pharynx, sekretorisch einen Teil der Speicheldrüsen (*Gl. parotis*), viscerosensibel Mund- und Zungenschleimhaut. Der somatomotorische *R. dorsalis* fehlt, allerdings bilden bestimmte Fische und Amphibien eine Ausnahme.

N. vagus (X, XI). Der *Vagus* ist der größte und vielseitigste Branchialnerv. Der *N. accessorius* der Säugetiere ist im wesentlichen eine caudale motorische Wurzel des *N. vagus*, deren Ursprungskern in das Halsmark hinabreicht. Der *N. vagus* besitzt gewöhnlich einen kleinen Hautzweig, doch ist er hauptsächlich ein visceraler Nerv. Bei Fischen versorgt der *Vagus* alle Kiemebogen hinter der ersten typischen Kiemenspalte; außerdem erstreckt sich ein mächtiger *Ramus visceralis* caudalwärts längs des

Darmes (*Ramus abdominalis* mit Fasern zu Magen, Herz, gegebenenfalls zur Lunge, in einigen Fällen zum Darm in ganzer Länge). Er wird zum Hauptbestandteil des parasympathischen Systems und führt außerdem viscerosensible Fasern von den Eingeweiden zum Gehirn.

Augenmuskelnerven und N. hypoglossus

Die Augenmuskelnerven (III, IV und VI) und der N. hypoglossus (XII) sind in vieler Hinsicht den primitiven ventralen Wurzeln der Spinalnerven vergleichbar. Sie bestehen fast ausschließlich aus somatomotorischen Fasern und innervieren aus Somiten hervorgegangene quergestreifte Muskeln. Man hat versucht, diese Nerven mit den verschiedenen Branchialnerven jeweils als ventrale und dorsale „Wurzel“ eines Segmentes zusammenzustellen, doch sind derartige Versuche wenig sinnvoll. Denn die segmentale Anordnung der Spinalnerven wird durch die Metamerie der Somiten bedingt, während die segmentale Gliederung der Branchialnerven der metameren Anordnung der Kiemenspalten entspricht. Es sind jedoch keinerlei Hinweise vorhanden, daß die Gliederung der Somiten und der Kiemenspalten in irgendeiner zwangsläufigen Beziehung zueinander stünden (s. dazu S. 494).

Die Augenmuskelnerven (*N. oculomotorius*, *N. trochlearis* und *N. abducens*) sind kleine Nerven für die Augenmuskeln, die aus den drei präotischen Somiten (s. S. 270) abstammen. Autonome (parasympathische) Nervenfasern, die z. T. vom N. V₁ stammen und nur schwerlich als integrierender Bestandteil des *N. oculomotorius* angesehen werden dürfen, begleiten diesen Nerven zum Augapfel und innervieren die inneren Augenmuskeln im Corpus ciliare und in der Iris. Der verhältnismäßig dünne *N. trochlearis* verhält sich insofern ungewöhnlich, als er sich im vorderen Dachabschnitt der Rautengrube dorsalwärts wendet, zur Gegenseite kreuzt und auf der Dorsalseite austritt. Er versorgt den M. obliquus bulbi superior. Der *N. abducens* innerviert den M. rectus bulbi posterior (lateralis) und (sofern vorhanden) den aus dem gleichen Blastem hervorgegangenen M. retractor bulbi.

N. hypoglossus (XII). Bei Fischen (besonders bei den Haien) ist das Hinterende des Schädels – und damit auch der Hirnnervenreihe – nicht einheitlich festgelegt; denn die Hinterhauptsregion wird aus einer variablen Anzahl von Occipitalwirbeln gebildet. Es ist daher eine unterschiedliche Anzahl von Occipitalnerven vorhanden. Sie stellen an sich occipitale Spinalnerven dar, die großenteils ihre dorsale Wurzel verlieren und hauptsächlich Muskeln versorgen, die von den Somiten der Occipitalregion gebildet werden. Bei den Amnioten sind die Verhältnisse stabilisiert. Hinter dem Vagus (und Accessorius) ist ein letzter Hirnnerv, der N. hypoglossus, vorhanden, der gewöhnlich aus drei Wurzeln hervorgeht, die wahrscheinlich drei zum Occiput zusammengeschlossenen Somiten zugeordnet waren. Bei den heutigen Amphibien fehlt der N. hypoglossus. Fossilfunde lassen jedoch erkennen, daß er bei primitiven Amphibien (Stegocephalen) als ein direkter „Nachkomme“ der Occipitalnerven der Fische vorhanden war. (In dieser wie auch in mancherlei anderer Hinsicht sind die heutigen Amphibien sekundär rückgebildet und nicht primitiv.) Wir haben erwähnt, daß die Myotome der Occipitalregion beim Embryo auch caudal- und ventralwärts um die Kiemenregion herumwandern und die hypobranchiale Muskulatur der Fische sowie die Zungenmuskulatur der Tetrapoden bilden (Abb. 199, S. 264). Die Occipitalnerven machen bei den Fischen diese Wanderung der Muskelblasteme mit.

Segmenttheorie des Kopfes

Es erscheint angebracht, an dieser Stelle die Besprechung des Nervensystems kurz zu unterbrechen, um eine lange diskutierte (heute eigentlich überholte) Frage aufzugreifen, bei deren Erörterung die beim Studium der Hirnnerven erhobenen Befunde herangezogen und entsprechend gedeutet wurden, die die Frage nach einer segmentalen Gliederung des Kopfes. Die Leibeswand ist unzweifelhaft metamer gegliedert, in der Kopffregion ist ein entsprechender Aufbau aus einander folgenden gleichartigen Bauelementen dagegen nicht erkennbar. Dennoch haben zahlreiche Autoren versucht, eine segmentale Gliederung des Kopfes nachzuweisen. Bestimmte Hirnnerven schienen ihnen dorsalen bzw. ventralen Wurzeln der Spinalnerven primitiver Chordaten vergleichbar – und die Spinalnerven sind sicher metamer angeordnet. Für den Kopf ist dagegen ein wirklich überzeugender Nachweis einer segmentalen Gliederung nicht gelungen.

Bis zu dieser Textstelle vermag der Bearbeiter der deutschen Ausgabe von ROMERS „The Vertebrate Body“ den Ausführungen von T. S. PARSONS zuzustimmen, der dieses Teilkapitel in die 5. Auflage der „Shorter Version“ eingefügt hat. Ansonsten schließt er sich jedoch den Ausführungen von D. STARCK (1975) in der „Embryologie“ an. Danach sind Organisation des Wirbeltierkopfes und des Rumpfes grundsätzlich verschieden. Der Aufbau des Kopfes läßt sich nicht auf ein Metamerieschema zurückführen. Myomerie der Leibeshaut und Branchiomerie der Kiemendarmregion haben unmittelbar nichts miteinander zu tun, Spinalnerven und Branchialnerven sind grundsätzlich verschieden. Wirbeltheorie des Schädels und Segmenttheorie des Kopfes sind beim heutigen Kenntnisstand überholt und verdienen nur mehr historisches Interesse.

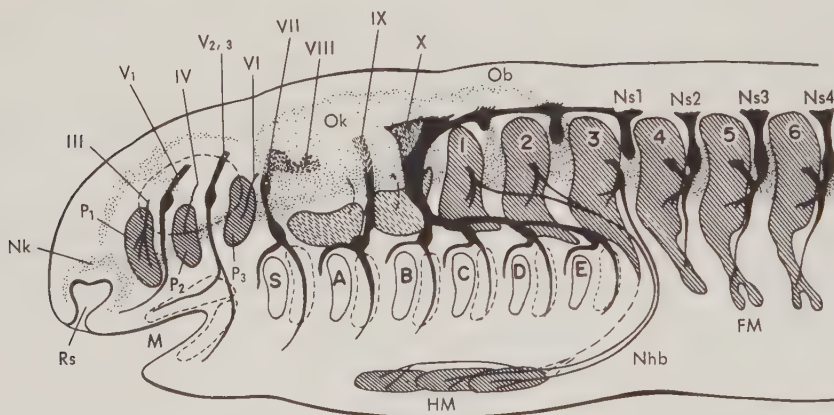


Abb. 398. Graphische „Demonstration“ der Segmenttheorie des Kopfes an einem Haiembryo (*Scyllium*). Knorpelskelet; fein punktiert; Hirn- und Spinalnerven: schwarz (hinter der Ohrkapsel gelegene Anteile fein gestrichelt); somatische Muskeln; schraffiert (bei den während der Embryonalentwicklung rückgebildeten Muskeln ist die Schraffur unterbrochen); Orbita und Knorpel Elemente der Kiemenhaken: unterbrochene Konturlinie. Abb.: A–E 1.–5. postspiraculäre Kiemenspalte; FM Muskelknospen in der Brustflosse; HM hypobranchiale Muskulatur; M Mund; Nhb N. hypobranchialis (= N. hypoglossus der Amnioten); Nk Nasenkapsel; Ns₁–Ns₄ Nn. spinale 1–4; Ob Occipitalbogen; Ok Ohrkapsel; P₁–P₃ 1.–3. präotischer Somit; Rs Riechschlauch; S Spiraculum; 1–6 1.–6. postotischer Somit; III–X Hirnnerven III–X. Das Schema zeigt noch die beiden bei der Entwicklung des „Ohres“ eliminierten Somiten und die zugeordneten ventralen Wurzelnerven (unterbrochene Strichführung), ansonsten stimmt es in etwa mit der Darstellung in Tafel 4 überein. (Nach GOODRICH)

Tafel 4 Segmenttheorie des Kopfes

Segment	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	(prämandibularer Kopfbereich)									
Myotom	(nicht angelegt)	1. präotisches Myotom	2. präotisches Myotom	3. präotisches Myotom	(ausgefallen durch die Entwicklung des „Ohres“)	1. postotisches Myotom	2. postotisches Myotom	3. postotisches Myotom	4. postotisches Myotom	
Ventraler Wurzelnerve	(nicht angelegt)	N. oculomotorius (N. III)	N. trochlearis (N. IV)	N. abducens (N. VI)	(verloren gegangen)	N. hypobranchialis = N. hypoglossus				ventrale Wurzel des 2. Spinalnervs
Dorsaler Wurzelnerve	N. terminalis	N. ophthalmicus profundus (N. V ₁)	N. trigeminus (N. V ₂ , N. V ₃)	N. facialis (N. VII)	N. glossopharyngeus (N. IX)	N. vagus einschl. N. accessorius (N. X + N. XI)				dorsale Wurzel des 2. Spinalnervs
Kiemensbogen	(nicht angelegt)	„prämandibularer“ Kiemensbogen	Mandibularbogen	Hyoidbogen	3. Kiemensbogen	4. Kiemensbogen	5. Kiemensbogen	6. Kiemensbogen	7. Kiemensbogen	(nicht angelegt)
Kiemenspalte	(nicht angelegt)	(mit der Ausbildung der Kiefer verloren gegangen)	Spiraculum	1. postspiraculäre Kiemenspalte	2. postspiraculäre Kiemenspalte	3. postspiraculäre Kiemenspalte	4. postspiraculäre Kiemenspalte	5. postspiraculäre Kiemenspalte		(nicht angelegt)

Vergleiche Tafel 4 mit Abb. 398 und der Beschreibung im Text. Die Zusammenstellung basiert größtenteils auf Befunden beim Hundshai, bei dem der 1. Spinalnerv weitgehend rudimentär ist, obwohl Fasern des eigentlichen 1. Spinalnervs in den Nn. hypobranchialis und vagus verlaufen.

Um dem Leser jedoch die Argumente kurz aufzuzeigen, die für die Segmenttheorie des Kopfes herangezogen wurden, fanden die folgenden Absätze mit dem Interpretationsversuch von PARSONS (s. Tafel 4 und Abb. 398) unkommentiert Aufnahme in die deutsche Ausgabe.

Ventrale „Wurzelnerven“ führen nur somatomotorische Fasern und innervieren somatische Muskeln, die aus den Myotomen der Somiten hervorgegangen sind. Deshalb müssen ventrale Wurzeln segmental angeordnet sein. Im Kopfbereich sind diese Nerven – wie die Spinalnerven am Rumpf – gleich gereiht wie die Myotome. Aus drei kleinen präotischen Somiten gehen die äußeren Augenmuskeln hervor. Jedem Somiten ist ein eigener (Hirn-)Nerv (III, IV, VI) zugeordnet. Die Occipitalsomiten liefern das Bildungsmaterial für die hypobranchiale Muskulatur, die vom N. hypobranchialis (N. hypoglossus) innerviert wird. Die segmentale Anordnung bleibt erhalten. Unglücklicherweise entsteht jedoch das „Ohr“ in jenem Bereich, in dem sich normalerweise Somiten ausbilden würden, die Abfolge der Somiten ist unterbrochen. Mindestens zwei (paarige) Somiten werden dort wohl zunächst angelegt und dann eliminiert. Wir wollen davon ausgehen, daß nur zwei Somiten verloren gingen – dies erleichtert, wie wir noch sehen werden, die Argumentation.

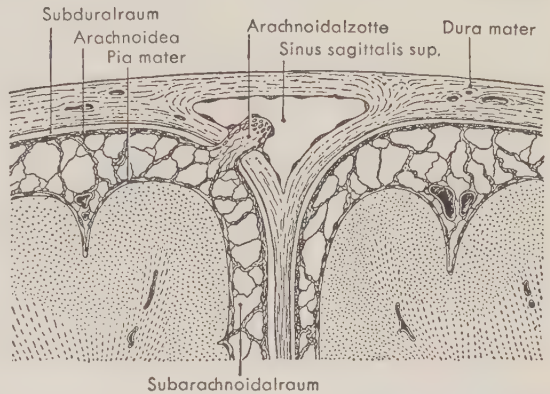
Dorsale „Wurzelnerven“ (das sind nach Ansicht von PARSONS die Branchialnerven) bilden ebenfalls eine Reihe. Ihre Abfolge ergibt sich jedoch nicht aus der Anordnung der Myotome oder anderer somatischer Bauelemente, sondern aus der Zuordnung zu den Kiemenbögen. So ist der N. trigeminus der Nerv des Mandibularbogens, der N. facialis der Nerv des Hyoidbogens usw. Das Ordnungsmuster wird dadurch kompliziert, daß der N. vagus getrennte „Kiemen“äste für mehrere Kiemenbögen zusammenfaßt; er entspringt auch mit einer Reihe eigenständiger Wurzeln aus dem Gehirn. Im vorderen Bereich des Kopfes nehmen wir (wie in Tafel 4) nur einen prämandibularen Kiemenbogen an und ordnen ihm den N. terminalis zu. Möglicherweise gab es ursprünglich zwei prämandibulare Kiemenbögen, und der N. terminalis war der Nerv des vorderen Bogens. Auf jeden Fall sind die Beziehungen zwischen jeweiligem Nerv und zugeordnetem Kiemenbogen unzweifelhaft.

Müssen dorsale und ventrale „Wurzeln“ am Kopf genau die gleichen Reihen bilden wie die Spinalnerven(wurzeln) am Rumpf? Eigentlich nicht. Es ist dennoch einleuchtend, daß – wenn die Nerven ähnlich sind – auch das Anordnungsmuster übereinstimmt. Irgendwie scheint es uns geordneter und unkomplizierter, wenn beide Metamerien, die Myomerie und die Branchiomerie, gleiche Abstände zwischen den einander folgenden Baueinheiten aufweisen. Ein anderes (ziemlich schwaches) Argument für unsere Deutung besteht darin, daß alles so gut paßt. Wir können unsere Interpretation schließlich zeichnerisch, wie in Abb. 389, oder tabellarisch, wie in Tafel 4, darstellen. Allerdings beruhen diese „Illustrationen“ nur auf der *Annahme* (nicht auf gesichertem Wissen), daß bei der Entwicklung des *Ohres* zwei Somiten verloren gingen. Die verschiedenen Vertebraten beziehen zwar eine unterschiedliche Zahl von Somiten in den Kopfbereich ein (d. h. die Zahl der Occipitalwirbel variiert) – aber wir können die Dinge auch hier so zurechtbiegen, daß sie passen. So neigen wir schließlich zu der Vermutung, daß der Kopf ursprünglich in sehr ähnlicher Weise segmentiert war wie die Leibeswand. Nur wurde dieses Grundmuster durch die in dieser Region auftretenden verschiedenen Besonderheiten, die Ausbildung der großen Sinnesorgane usw., verwischt.

Neuroglia · Hirn- und Rückenmarkshäute · Liquor cerebrospinalis

Im Zentralnervensystem tritt an die Stelle des Bindegewebes, das in allen anderen Organen die Stütz- und Hüllsubstanz bildet, die *Neuroglia*. Ihre Zellen differenzieren sich (wohl mit Ausnahme der Mikroglia = Hortega-Zellen) aus den Neuroepithelzellen des Neuralrohres (über die Spongioblasten). Die Gliazellen sind vor allem für Stütz- und Ernährungsaufgaben (statt für nervöse Funktionen) spezialisiert. Sie spielen eine wichtige Rolle für die Versorgung der Nervenzellen mit Nährstoffen und sind möglicherweise auch sonst noch am Ablauf der nervösen Vorgänge beteiligt. Ein Teil der Neuroepithelzellen begrenzt die Hohlräume von Gehirn und Rückenmark.

Abb. 399. Hirnhäute. Subarachnoidalraum, Sinus sagittalis superior und Falx cerebri. Schematisches Schnittbild. Der Sinus sagittalis sup. zieht an der Basis der Falx cerebri zwischen den beiden Hemisphären längs des Schädeldaches. In den Meningen und im Gehirn sind kleinere Gefäße getroffen. Der Subarachnoidalraum ist von Liquor cerebrospinalis erfüllt. Die Arachnoidalzotten ermöglichen einen Stoffaustausch zwischen Liquor und Blut. (Nach WEED)



Diese Zellen behalten ihre epitheliale Anordnung bei und werden zu *Ependymzellen*. Die meisten Spongioblasten entwickeln sich jedoch zu den sternförmigen, fortsatzreichen *Astrozyten* und zu den *Oligodendrogliazellen*, kleinen, rundkernigen Elementen mit wenig verzweigten Fortsätzen, die zwischen den Neuronen liegen.

Gehirn und Rückenmark werden nicht nur durch den Hirnschädel und die Neuralbogen der Wirbel geschützt, sondern zusätzlich von einer oder mehreren bindegewebigen Hüllen umkleidet, den *Meningen* (Abb. 399). Bei den meisten Fischen ist nur eine einzige *Meninx primitiva* von komplizierter Struktur vorhanden, bei allen Tetrapoden sind mindestens zwei Hirn- bzw. Rückenmarkshäute ausgebildet. Die äußere Hülle, die harte Hirnhaut, *Dura mater*, ist eine kräftige Bindegewebs-scheide. Sie wird durch feine Bindegewebsfäden mit der weichen Hirnhaut, der *Leptomeninx*, verbunden, die aus Material der Neuralleiste hervorgeht und Hirn oder Rückenmark eng anliegt. Bei den Säugern ist die Leptomeninx in zwei Blätter unterteilt, eine äußere *Arachnoidea* und eine dem Gehirn bzw. dem Rückenmark unmittelbar aufliegende *Pia mater*. Beide werden durch einen flüssigkeitsgefüllten Raum, den *Subarachnoidalraum*, getrennt, den ein Netzwerk feiner Gewebsstränge, das beide Blätter der Leptomeninx verbindet, durchkreuzt.

Der embryonale Hohlraum des Neuralrohres bleibt beim adulten Tier in Form der *Hirnventrikel* und des *Zentralkanals* des Rückenmarks erhalten. Diese Hohlräume und der Subarachnoidalraum (die am Dach des IV. Ventrikels miteinander in Verbindung stehen) sind mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt, dem *Liquor cerebrospinalis*. Er ist ähnlich zusammengesetzt wie die Interzellularflüssigkeit oder die Perilymphe des Innenohres. Die Pia mater führt dem Zentralnervensystem Blutgefäße zu und bildet den bindegewebigen Anteil (*Tela choroidea*) der als *Plexus choroidei* bezeichneten

Strukturen (s. S.504), die sich beim III. und IV. Ventrikel vom Dach, bei den Seitenventrikeln von der medialen Seite in das Ventrikellumen vorwölben und – gemeinsam mit dem Ependym – den Liquor absondern.

Rückenmark

Das *Rückenmark*, *Medulla spinalis* (Abb. 386, S. 477; 389, S. 480; 400 A), das sich im Wirbelkanal in Längsrichtung des Körpers erstreckt, ist ein äußerlich wenig modifizierter Repräsentant des embryonalen Neuralrohres. Ein kleiner, liquorgefüllter Zentralkanal bleibt erhalten. Das Rückenmark, das bei niederen Vertebraten einen annähernd kreisförmigen oder ovalen Querschnitt aufweist, ist bei höheren Formen etwas breiter geworden und im Schnitt queroval. Es verjüngt sich nach kaudal und ist bei vielen Formen, insbesondere bei den Säugetieren, kürzer als die Wirbelsäule. Der distale Abschnitt des Wirbelkanals enthält somit bei Knochenfischen, Amphibien und Säugetieren außer dem rückgebildeten Rückenmarksende, *Filum terminale medullae spinalis*, im wesentlichen die Wurzeln der Spinalnerven, die den Schwanzbereich innervieren.

Am Rückenmarksquerschnitt lassen sich leicht zwei Anteile unterscheiden: die zentral gelegene *graue Substanz*, die hauptsächlich aus Nervenzellen besteht, und die *weiße Substanz*, die durch zahllose, myelinhaltige Fasern gebildet wird, die im Rückenmark auf- oder absteigen. Die graue Substanz war wohl ursprünglich ziemlich gleichmäßig um den Zentralkanal angeordnet, doch hat sie bei den meisten Vertebraten eine symmetrische Querschnittsform angenommen, die der Figur eines H oder der Kontur der Schmetterlingsflügel ähnelt. Auf jeder Seite können wir ein ventrales und ein dorsales Horn unterscheiden, wobei natürlich jedes Horn nur das Schnittbild einer Längssäule darstellt. Wir sollten daher besser von einer ventralen und einer dorsalen Säule sprechen.

In der *ventralen Säule* liegen die Zellen der efferenten Neurone der Spinalnerven, deren Neurite jeweils durch die ventrale Wurzel austreten. Die Zahl der Ganglienzellen wird natürlich in den verschiedenen Abschnitten der Zellsäule je nach dem Volumen der von dem jeweiligen Segment innervierten Muskulatur variieren. Bei den Tetrapoden ist die Säule in den Regionen viel ausgedehnter, welche die Extremitäten versorgen. Die Zellen der visceroefferenten Neurone schließen sich nach dorsolateral an die somatomotorischen Neurone an und werden manchmal als *ventrolaterale Säule* unterschieden.

Die *dorsale Säule* steht in enger Beziehung zu den dorsalen sensiblen Nervenwurzeln. Hier sind vornehmlich die Zellkörper der Schaltneurone lokalisiert, durch die von Sinnesendstellen über afferente Neurone zugeführte Erregungen weitergeleitet und verteilt werden können. Die Anordnung der verschiedenen Gruppen der Schaltneurone ist komplex und variabel, aber in einigen Fällen (besonders bei Embryonen bestimmter Formen) können wir eine größere Zellgruppe unterscheiden, an deren Zellen somatosensible Fasern enden. Sie liegt dorsal und medial und läßt sich gegen eine kleinere, viscerosensible Gruppe weiter ventral und lateral abgrenzen. Somit sind in der grauen Substanz auf jeder Seite vier Zellareale vorhanden, die den vier Hauptkomponenten der Spinalnerven zugeordnet sind, und zwar von dorsal nach ventral: ein somatosensibles, viscerosensibles, visceromotorisches und somatomotorisches Areal. Eine gleichartige Anordnung finden wir in der grauen Substanz des Hirnstammes (Abb. 400 B).

Die *weiße Substanz* besteht aus auf- und absteigenden Fasern sensibler Nervenzellen in den Spinalganglien, aus Fasern der Schaltneurone, die entweder nur eine kurze Distanz auf- oder absteigen oder lange Bahnen zu höheren Zentren im Gehirn bilden,

und aus langen Fasern, die von höheren Zentren des Gehirns kommen und zu den motorischen Neuronen in der ventralen Säule absteigen. Lange auf- und absteigende Bahnen sind bei den höheren Vertebratengruppen besonders ausgeprägt, bei denen der Rumpfabschnitt des Körpers seine „Semi-Autonomie“ verloren hat und in stärkerem Maße unter dem Einfluß des Gehirns steht als bei niederen Wirbeltieren. Durch die Hörner der grauen Substanz wird die weiße Substanz des Rückenmarks jederseits in einen dorsalen, lateralen und ventralen *Funiculus* gegliedert. Wichtig ist

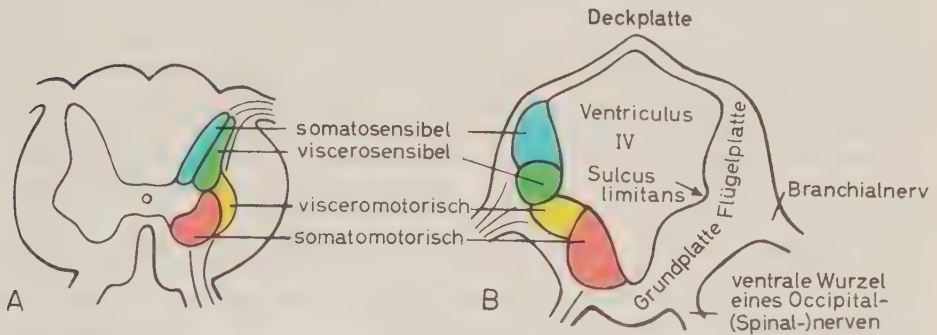


Abb. 400. Sensible und motorische Säulen A im Rückenmark bestimmter niederer Vertebraten (adulte Zustand), B im embryonalen Rautenhirn (Medulla oblongata). Das embryonale Rückenmark zeigt eine ähnliche Anordnung der Zellsäulen. Das motorische Areal (somatomotorisch: rot; visceromotorisch: gelb) liegt ventral vom Sulcus limitans und wird als Grundplatte bezeichnet, das sensible Areal (somatosensibel: blau; viscerosensibel: grün) dorsal vom Sulcus limitans als Flügelplatte. (Zum Teil nach HERRICK)

jedoch die Lokalisation begrenzter Areale in den Funiculi, die von spezifischen Faserbahnen, *Tractus*, eingenommen werden. Sie stellen die oben erwähnten langen Fasersysteme dar (*Verbindungsapparat* des Rückenmarks), über die Erregungen von und zu bestimmten Zentren des Zentralnervensystems geleitet werden. Lage, Zahl und Ausdehnung dieser *Tractus* variieren jedoch von Gruppe zu Gruppe zu sehr, um hier im Detail besprochen zu werden. Im allgemeinen gilt, daß die Funiculi dorsales hauptsächlich aufsteigende Faserzüge, die Funiculi ventrales absteigende Bahnen enthalten.

Gehirn

Bei allen Vertebraten und ebenso bei den höher organisierten Evertrebraten finden wir eine Konzentration des Nervengewebes am Vorderende des Körpers in Form eines Gehirns. Eine solche Konzentration ist zu erwarten, denn bei einem aktiven, bilateral symmetrischen Tier gewinnt das vordere Körperende zuerst Kontakt mit den Einflüssen der Umgebung, auf die Antworten erteilt werden müssen. Deshalb sind vorteilhafterweise die Sinnesorgane und die damit verbundenen nervösen Strukturen in dieser Region lokalisiert. Auch die Nahrungsaufnahme findet am Vorderende des Körpers statt, und entsprechend kommt es in diesem Bereich zu einer Konzentration der dafür notwendigen nervösen Zentren.

Architektur des Gehirns

Ursprünglich, so dürfen wir annehmen, war das Gehirn lediglich ein bescheiden entwickelter Abschnitt des Nervenrohrs des Körpers, wo – zusätzlich zum lokalen Reflexgeschehen – besondere sensible Erregungen gesammelt und über das Rückenmark dem halbautonomen Körper zur „Weiterverarbeitung“ zugewiesen wurden. Ein solcher Zustand besteht noch bei *Branchiostoma*. Bei den Wirbeltieren kommt es jedoch in Verbindung mit der Entwicklung vieler komplizierter Zentren im Gehirn zu einer zunehmenden Konzentration der Kommandogewalt über die Körperfunktionen. Wir haben bei der Besprechung der elementaren funktionellen Gliederung des Nervensystems gezeigt, wie durch Einfügung von Schaltneuronen in einen einfachen Reflexbogen die Variationsbreite der möglichen Antworten auf einen Sinnesreiz stark vergrößert wird und umgekehrt die Vielfalt der Reize außerordentlich ansteigt, die eine gleichartige motorische Antwort auslösen können. Das Baumuster des Gehirns ist im wesentlichen eine Weiterentwicklung dieses Prinzips. Zwischen die primären Gebiete der Sinnesrezeption und die finalen motorischen Effektoren sind Neuronenketten geschaltet, die zu Integrationseinrichtungen ausgestaltet werden können. Diese intermediären Neuronengruppen sind in funktionellen Zentren zusammengefaßt. In solchen Zentren können afferente Erregungen gesammelt und ausgewertet werden, so daß jeweils eine entsprechende Antwort veranlaßt wird. In anderen Zentren kann eine Koordination motorischer Mechanismen erfolgen usw. Eine bedeutende Rolle für das Geschehen im Zentralnervensystem spielen, wie die Untersuchungen der letzten Jahre immer mehr gezeigt haben, Rückmeldeeinrichtungen und Regelkreise. Die höchsten Zentren des Zentralnervensystems sind die Assoziationszentren des Gehirns. Als Ergebnis ihrer Tätigkeit können sich Gedächtnis, Lernvermögen und Bewußtsein ausbilden.

Auf eine zweite Form der cerebralen Tätigkeit, deren Bedeutung vielfach unterschätzt wird, sei kurz hingewiesen. In den Zellen des Zentralnervensystems können spontan – also nicht als Antwort auf eingehende afferente Impulse – Erregungen entstehen, die je nach dem Ort ihres Auftretens verschiedenartige Erregungsvorgänge auslösen. Wir bezeichnen diese ohne unmittelbaren Einfluß der Außenwelt zustande kommenden Erregungsvorgänge als *Automatismen*.

In unserer sehr elementaren Darstellung wird unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich auf äußere Kennzeichen und makroskopisch erkennbare Baueigenheiten des Zentralnervensystems gerichtet sein, wie sie in Abb. 404–412, S. 505–510, zu erkennen sind. Wenngleich jedoch die äußere Morphologie des Gehirns für viele Wirbeltiergruppen sehr charakteristisch ist, so kann aus der Kenntnis der äußeren Form für das Verständnis der Tätigkeit des Gehirns nicht wesentlich mehr gewonnen werden als z. B. aus der Betrachtung der Außenansicht und des Grundrisses eines Fernmeldeamtes für das Verständnis des Fernsprechsystems. Wichtig für das Fernsprechsystem sind jedoch vor allem die Anordnung der Leitungen und die Verbindungen, die an den Schalttafeln möglich sind. Im Gehirn wirken als Schalttafeln die erwähnten Zentren, in denen sich die verschiedenen Formen der Hirntätigkeit vollziehen, und die Faserzüge verbinden sie miteinander.

Es ist durchaus denkbar, daß das „Kabelwerk“ des Gehirns ursprünglich dem des Rückenmarks sehr ähnlich war, ein vielfältiges Faserwerk, das alle Gebiete verband. Bis zu einem gewissen Grad bleibt im Gehirn ein Rest dieser anscheinend zufälligen Anordnung der Fasern bestehen, und ein primitiver Zustand persistiert auch in Form der *Formatio reticularis*. Es ist dies ein nicht scharf umgrenztes Kerngebiet in der motorischen Säule des Hirnstammes, dessen Zellen vielfach miteinander verknüpft sind. Ihre Neuriten leiten (wie in Abb. 424–426, S. 524 u. 525, schematisch dargestellt) motorische Impulse zu den Zellen der ventralen Hörner des Rückenmarks (bei allen

Vertebraten über lange Bahnen, bei höheren Säugern zusätzlich und vornehmlich über kurzgliedrige Neuronenketten). Im allgemeinen besteht eine starke Tendenz zur Konzentration der Nervenzellen in Zentren und zum Zusammenschluß von Fasern mit gleichen Ausgangs- und Endpunkten zu abgegrenzten Bündeln. Obgleich gewisse spezielle Zentren besondere Namen haben, werden die meisten umschriebenen Anhäufungen von Zellgruppen in der grauen Substanz des Zentralnervensystems als Kerne (*Nuclei*) bezeichnet (so daß unglücklicherweise dieser Terminus in der Biologie eine doppelte Bedeutung hat). Faserbündel, die Kerne miteinander oder mit dem Rückenmark verbinden, bezeichnen wir im allgemeinen als *Tractus*. Die Fasern eines Tractus sind natürlich die langen Fortsätze der Neurone, deren Zellen in den Ursprungskernen liegen. Das Gehirn ist im wesentlichen bilateral symmetrisch gebaut. Infolgedessen müssen Querverbindungen von Faserbündeln, *Kommissuren*, zwischen identischen Strukturen beider Seiten vorhanden sein, damit das Tier nicht buchstäblich zu einem „Doppelwesen“ wird. Die Kreuzung einer auf- oder absteigenden Faserbahn wird als *Decussatio* bezeichnet.

Entwicklung und Bauplan des Gehirns

Die Form des Gehirns und die Zuordnung seiner Teile werden wir am besten verstehen, wenn wir seine Genese betrachten. Das Gehirn entwickelt sich beim Embryo rasch – viel schneller als nahezu jedes andere Organ. Sehr früh wird ein allgemeines Organmuster erreicht, dem sich die zahlreichen Ausgestaltungen, die wir bei adulten Gehirnen der verschiedenen Gruppen beobachten, auflagern (Abb. 401). In frühen Stadien ist das künftige Gehirn lediglich ein vergrößerter Kopfteil des Neuralrohres. Das vordere Ende der Hirnanlage biegt früh nach ventralwärts um, und an der Knickstelle, die noch im Bereich des Rautenhirns liegt, wird ventral ein Sulcus ventralis deutlich. Etwas später kommt es etwas weiter hinten zu einer Verengung des Hirnrohres, die wir als *Isthmus rhombencephali* bezeichnen. An der Hirnanlage lassen sich schon sehr früh zwei Abteilungen unterscheiden, im vorderen Bereich das *Prosencephalon* (Vorderhirn), im caudalen Abschnitt das *Rhombencephalon* (Rautenhirn) (Abb. 401; 402).

Bei Hühnerembryonen (für viele Jahrzehnte ein bevorzugtes Studienobjekt der Embryologen) – und mehr oder minder bei allen Vögeln – differenziert sich das spätere *Mesencephalon* (aus dem sich vor allem das Tectum als übergeordnetes optisches Zentrum entwickelt) heterochron in einem sehr frühen Ontogenesestadium. Die Hirnanlage besteht dann aus drei Bläschen: Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Ein „Mittelhirnbläschen“ ist demnach in diesem Stadium zwar bei Vogelembryonen, nicht aber bei der Mehrzahl der Wirbeltiere als selbständige Bildung vorhanden. Auch lassen sich der basale und seitliche Abschnitt des Rautenhirns, das *Tegmentum*, nicht in Mittelhirn und Hinterhirn unterteilen. Das „Dreibläschen-Stadium“ ist somit nicht genereller Ausdruck der embryonalen Gliederung des Vertebratengehirns. Es findet sich lediglich bei Formen, bei denen es zu einer „vorzeitigen“ Differenzierung des Tectums kommt. Da aber in der Frühzeit der embryologischen Forschung die Hirnentwicklung vor allem an solchen Formen untersucht wurde, kam es zu einer unzulässigen Generalisierung der dort erhobenen Befunde, die nicht das „typische“ Bild der Hirnentwicklung der Wirbeltiere wiedergeben.

Caudal vom Tectum lagert sich dem Rautenhirn noch ein zweites übergeordnetes, sekundäres Zentrum auf, das *Cerebellum* (Kleinhirn). Als höhere Differenzierung entstehen im Vorderhirnbereich die *Endhirnhemisphären*. Während die sekundären Hirnabschnitte zu übergeordneten Koordinations- und Korrelationsgebieten werden, sind in den primären Abschnitten des ursprünglichen Hirnrohres, die wir als *Hirn-*

stamm zusammenfassen können, viele elementare, lebenswichtige vegetative Funktionen (z. B. Atemzentrum, Kreislaufzentrum, Regulation des Wasserhaushaltes) lokalisiert. Dem Prosencephalon sind als Kopfsinnesorgane das Riechorgan und das Auge (die höheren Zentren des Gesichtssinnes entstehen allerdings im Tectum) zugeordnet, dem Rautenhirn Gleichgewichts- und Hörorgan, Lateralissystem und Geschmacksor-

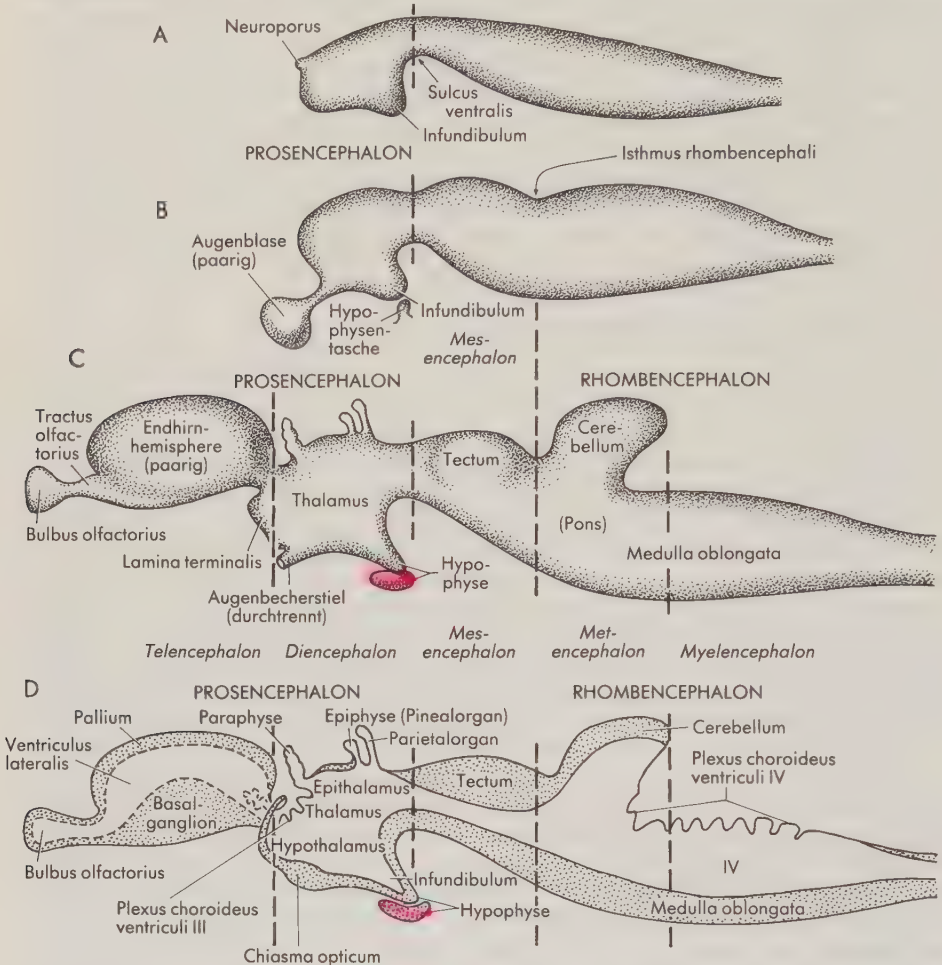


Abb. 401. Entwicklung der Hauptabschnitte des Gehirns. A Das Prosencephalon ist durch den Sulcus ventralis deutlich vom Rhombencephalon abgegrenzt; B im vorderen Abschnitt des Rautenhirns, vor dem Isthmus rhombencephali, differenziert sich dorsal als primär optisches Zentrum das Tectum; C als zweites übergeordnetes Zentrum des Rautenhirns hat sich das Cerebellum entwickelt. Das Prosencephalon ist in Telencephalon und Diencephalon gegliedert (A–C Ansicht von lateral); D gleiches Entwicklungsstadium wie in C, Mediansagittalschnitt. (Zum Teil nach BÜTSCHLI)

gane (Abb. 402). Das Endhirn ist zunächst im wesentlichen Riechhirn; der neuentstehende, neencephale Anteil, das *Pallium*, enthält ebenfalls olfaktorische Zentren (entwickelt sich aber darüber hinaus bei den Säugern zu dem überragenden Korrelations- und Assoziationszentrum). Das *Tectum* bildet ein höheres optisches Zentrum, das mit dem Gesichtssinn verbunden ist. Seitliche Teile des Mittelhirndaches, die bei niederen Vertebraten gegen das Lumen des Ventriculus lobi optici vorspringen (Torus semicir-

cularis), werden bei den Säugetieren zum hinteren Hügelpaar der Lamina tecti (= L. quadrigemina) und stehen mit dem N. stato-acusticus in Verbindung. Das *Cerebellum* stellt u. a. ein Koordinationszentrum für die Erhaltung des Gleichgewichts dar, das seine Impulse zu einem wesentlichen Teil vom Vestibularapparat, vom Lateralissystem und vom Rückenmark (Muskelsinn, Gelenksinn) erhält.

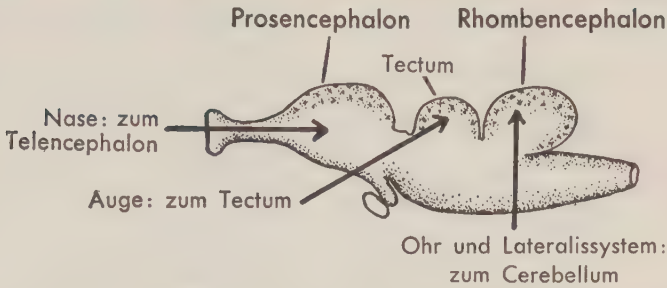


Abb. 402. Schematische Darstellung der Zuordnung der drei Hauptsinnesorgane zu den höheren Zentren des Gehirns bei niederen Vertebraten. (Bei den Säugern ist das Tectum reduziert, die optischen Erregungen werden vornehmlich über das Corpus geniculatum laterale dem Telencephalon zugeleitet.)

Am *Prosencephalon* lassen sich schon in einem frühen Stadium der Ontogenese zwei Abschnitte unterscheiden. Von dem vorderen Teil, dem *Telencephalon* (Endhirn), grenzt sich caudal das *Diencephalon* (Zwischenhirn) ab. Aus ihm wachsen die im vorhergehenden Kapitel besprochenen Augenblasen aus. Am Boden des Zwischenhirns tritt eine mediane Aussackung auf, das *Infundibulum*. Ihr wächst vom Dach der primären Mundhöhle eine Epithelausstülpung entgegen, die *Hypophysentasche* (Rathkesche Tasche). Aus dem Zwischenhirnboden geht die *Neurohypophyse* (der Hypophysenhinterlappen) hervor, aus der Rathkeschen Tasche, die sich vom Mundhöhlendach ablöst, die *Adenohypophyse* (s. S. 528). Am Zwischenhirndach bilden sich mediane Ausstülpungen, im vorderen Bereich die *Paraphyse* und caudal ein oder zwei mediane „Augenstiele“ (*Parietalorgan* = Parapinealorgan und *Epiphyse* = Pinealorgan). Die eindrucksvollste Ausgestaltung erfährt das Telencephalon. Während der unpaare Abschnitt des Endhirns im Wachstum zurückbleibt, vergrößern sich die paarigen *Hemisphärenblasen*, die als Auswüchse der dorsalen Wand des Vorderhirns entstanden sind, in außerordentlichem Maße und dehnen sich nach vorn bis in die Nasenregion aus. Sie bilden die *Endhirn*(Großhirn)*hemisphären* und die *Lobi olfactorii* (Riechlappen), mit den *Bulbi olfactorii* als vorderstem Abschnitt.

Im Bereich des *Rautenhirns* treten mit fortschreitender Entwicklung wenig grundsätzliche Veränderungen auf. Im vorderen Abschnitt des Rautenhirns (Mittelhirn) entsteht als paarige dorsale Anschwellung das schon erwähnte *Tectum* (*Lobi optici*), das bei Nichtsäugern stark hervortritt. Ihm sind bei den Mammalia die beiden vorderen Hügel der Lamina tecti homolog. Im caudalen Bereich des Rhombencephalons (Hinterhirn) entsteht als Differenzierung des Rautenhirndaches das *Cerebellum*, das caudale der beiden höheren Zentren, die sich im Rautenhirnbereich bilden. Das Tegmentum erfährt in der weiteren Ontogenese äußerlich keine nennenswerten Veränderungen. Nur bei den Säugern entsteht basal vom Tegmentum, gewissermaßen gegenüber dem dorsal gelegenen Cerebellum, durch Einlagerung neencephaler Faser-massen und die Ausbildung der Brückenkerne, deren Neurite corticale Erregungen zum Kleinhirn weiterleiten, die *Pons* (Brücke). (Pons und Cerebellum werden in der deskriptiven Anatomie als *Metencephalon* von dem hintersten Teil des Rautenhirns, dem *Myelencephalon* = *Medulla oblongata*, unterschieden.)

Nachdem wir die Gliederung des Gehirns und die ontogenetische Entwicklung seiner Teile kurz umrissen haben, seien anschließend die verschiedenen Hirnabschnitte, wie wir sie beim adulten Tier beobachten, tabellarisch zusammengestellt:

Prosencephalon	Telencephalon	Riechhirn, Basalkerne (Corpus striatum), Pallium (Cortex cerebri)
	Diencephalon	Epithalamus, Thalamus, Hypothalamus und Anhangsgebilde
Rhombencephalon	Mesencephalon	Tegmentum, Tectum (Lobi optici; bei Säugern Lamina tecti) Pedunculi (Crura) cerebri (bei Säugern)
	Metencephalon	Tegmentum, Cerebellum, Pons (bei Säugern)
	Myelencephalon	hinterer Abschnitt des Tegmentums = Medulla oblongata

Ventrikel

Der ursprüngliche Hohlraum des embryonalen Neuralrohres persistiert im adulten Gehirn in Form einer Reihe flüssigkeitsgefüllter Hohlräume und kurzer Verbindungsstücke (Abb. 403; 407; 421, S. 521). Die Endhirnhemisphären umschließen die *Seitenventrikel*. Sie kommunizieren jederseits durch ein kleines *Foramen interventriculare* mit dem unpaaren *dritten Ventrikel* im Diencephalon. Im Mittelhirn ist bei niederen Vertebraten ein ventrikelähnlicher Hohlraum, *Ventriculus lobi optici*, vorhanden. Bei Amnioten wird er jedoch zu einem engen Kanal, dem *Aquaeductus cerebri* (Sylvii), der nach hinten in den *Ventriculus quartus* im caudalen Bereich des Rautenhirns führt. **Gewöhnlich ist die Hirnwand im Dach des dritten und des vierten Ventrikels außerordentlich dünn und stark gefaltet. Sie bildet als *Lamina epithelialis* zusammen mit der *Tela choroidea* (aus der *Pia mater*) den gefäßreichen *Plexus choroideus*, der den Liquor absondert und den Stoffaustausch zwischen Blut und Cerebrospinalflüssigkeit durchführt.** Durch Öffnungen im Dach des vierten Ventrikels steht das Ventrikelsystem mit dem Subarachnoidalraum in Verbindung.

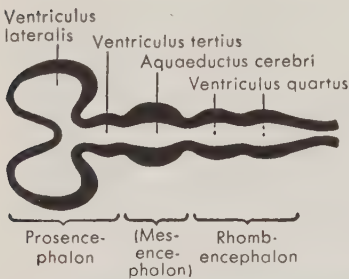


Abb. 403. Anordnung der Hirnventrikel. (Aus GARDNER)

***Plexus choroideus*, der den Liquor absondert und den Stoffaustausch zwischen Blut und Cerebrospinalflüssigkeit durchführt.** Durch Öffnungen im Dach des vierten Ventrikels steht das Ventrikelsystem mit dem Subarachnoidalraum in Verbindung.

Hinterer Abschnitt des Rautenhirns: Medulla oblongata

Den Zugang zum Verständnis der Hirnarchitektur finden wir am besten, wenn wir zuerst jene Hirnteile betrachten, die am einfachsten gebaut sind und am meisten dem Rückenmark ähneln. Der Hirnstamm ist einfacher strukturiert als seine spezialisierten dorsalen Differenzierungen, und im caudalen Abschnitt des Rautenhirns, der Medulla oblongata, finden wir einen dem Rückenmark grundsätzlich ähnlichen Aufbau.

Im Rautenhirn entspringen alle Hirnnerven mit Ausnahme der (atypischen) Sinnesnerven von Nase und Auge sowie des N. terminalis. Die *Medulla oblongata* zeigt vor allem bei niederen Vertebraten ein ähnliches Querschnittsbild wie das Rückenmark; nur ist der Zentralkanal zum vierten Ventrikel erweitert und sein dünnes Dach gefaltet. **Es bildet den *Plexus choroideus ventriculi quarti*.** Infolgedessen sind die Säulen der grauen Substanz nach der Seite gedrängt und liegen seitwärts bzw. basal des

Ventrikellumens. Diese vier Säulen (Abb. 400 A, S. 499; 415, S. 513) sind im Grunde dieselben, die wir bereits im Rückenmark gesehen haben. Sie sind in der gleichen Weise angeordnet, wobei ein längsverlaufender Sulcus limitans jederseits die sensiblen Säulen von den darunterliegenden motorischen trennt. Beim Embryo sind die Säulen einfach gebaut, beim Erwachsenen werden sie (besonders bei höheren Vertebraten) zunehmend in eine Reihe von speziellen Kerngebieten aufgegliedert, wie dies in Abb. 415 B angedeutet ist. Diese Kerne, die zumeist Fasern von bestimmten Hirnnerven

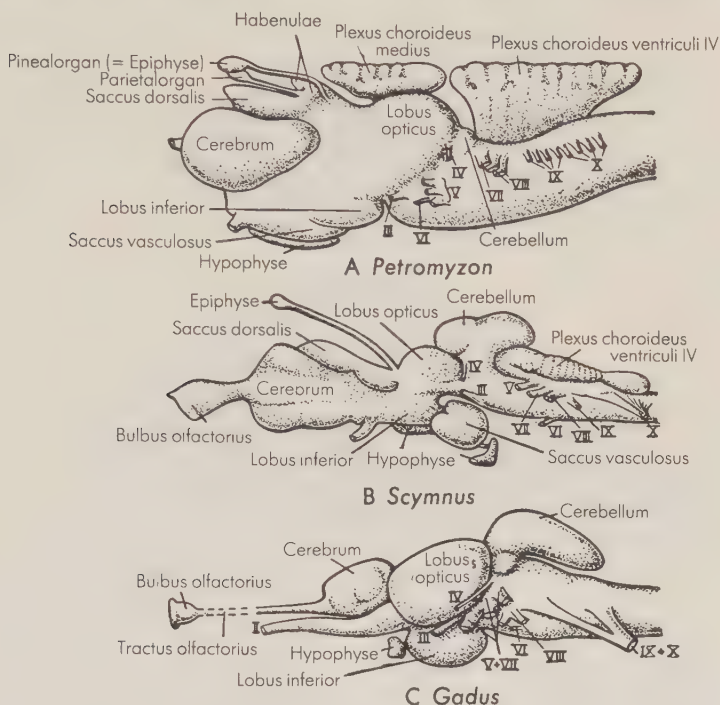


Abb. 404. Seitenansicht des Gehirns A eines Neunauges, B eines Haies, C eines Kabeljaus. Die Ausbildung eines Plexus choroideus medius im Dach des Mittelhirns stellt eine Besonderheit der Neunaugen dar. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hirnnerven. (Nach BÜTSCHLI, AHLBORN)

aufnehmen oder an sie abgeben, umfassen alle Elemente, die für Reflexbogen zwischen den Organen der Reizaufnahme und der Reizbeantwortung im Bereich des Kopfes und der Kiemenregion erforderlich sind. Bei den Säugetieren wurde die somatomotorische Zellsäule in mehrere kleine, im rostralen Rautenhirn (Mittelhirn und vorderes Ende der Medulla oblongata) gelegene Kerne für die Augenmuskelnerven und in den Hypoglossuskern im hinteren Rhombencephalon zerlegt. In der Säule für spezielle Visceromotorik haben sich getrennte motorische Kerne für die Hirnnerven V und VII, der *Nucleus ambiguus* (Kerngebiet der speziellen Visceromotorik für die Nn. IX und X) und ein *Zentrum für die Koordination der Atemmotorik* entwickelt. Aus der Zellsäule für allgemeine Visceromotorik sind ein Kern für die autonomen Augenreflexe (im Mesencephalon), ein *Nucleus salivatorius* (dorsal vom Facialiskern) für die Speicheldrüsen und ein ausgedehnter *Nucleus dorsalis n. IX, X* (im hinteren Abschnitt des Rautenhirns) für die glatte Muskulatur des unteren Atemwegs, von Speiseröhre, Magen und Darm hervorgegangen. Die Säule für die spezielle Viscerosensibilität liefert den Geschmackskern, *Nucleus gustatorius*. Das

Kerngebiet für die allgemeine Viscerosensibilität (Schleimhautsensibilität) ist der langgestreckte *Nucleus solitarius*. Die somatosensible Säule (Hautsensibilität) ist ein langer, zusammenhängender Strang geblieben, *Nucleus tractus spinalis et mesencephali n. V*, der vor allem Fasern aus dem N. trigeminus aufnimmt, das ganze Rautenhirn durchzieht und bis in das Rückenmark reicht.

Bei den Säugetieren hat sich in Verbindung mit der Ausbildung cortico-ponto-cerebellarer Bahnen an der Basalseite der Medulla oblongata die *Brücke, Pons*,

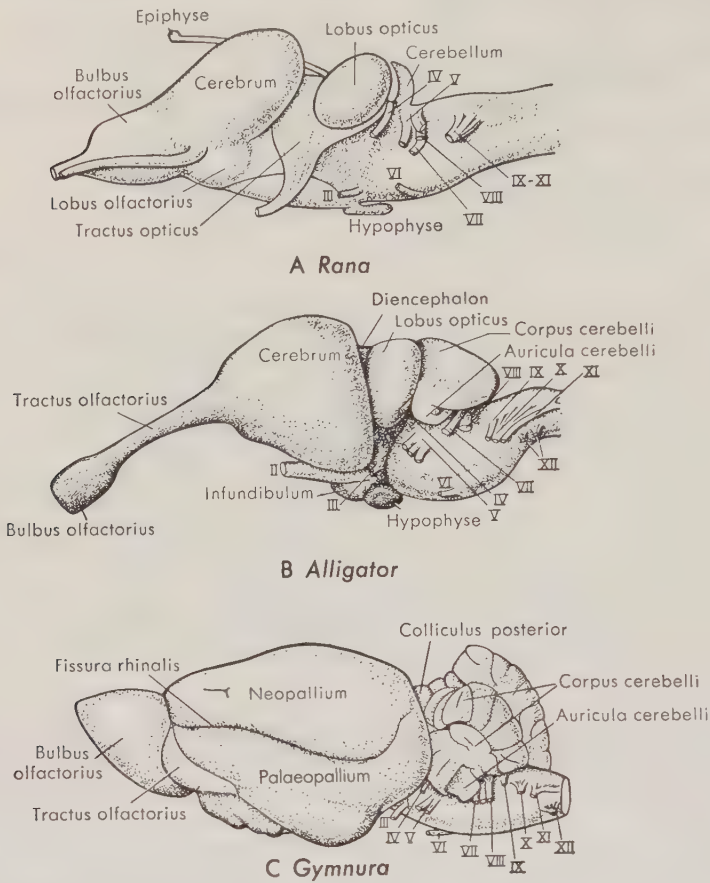


Abb. 405. Seitenansicht des Gehirns A eines Frosches, B eines Alligators, C eines Insektenfressers (als Typ eines primitiven Säugerhirns). Bei normaler Kopfhaltung ist das Vorderende des Alligatorenhirns nach aufwärts gerichtet. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hirnnerven. (Nach BÜTSCHLI, CLARK, CROSBY, GAUPP, WETTSTEIN)

entwickelt. Unabhängig davon ist bei den Amnioten die graue Substanz des Rautenhirns, die Zone der Hirnnervenkerne, basal von weißen Fasermassen bedeckt, auf- und absteigenden Bahnen, die das Gehirn mit dem Rückenmark verbinden. Bei den **niedereren Klassen ist diese Faserschicht relativ dünn; denn Rumpf und Schwanz sind halbautonom und führen die meisten Bewegungen reflektorisch, ohne Information des Gehirns, aus.** Bei den Fischen erreicht nur eine begrenzte Zahl sensibler Fasern aus dem Rückenmark das Stammhirn und das Kleinhirn, bei den Amnioten treten diese Fasern zu Zentren des Prosencephalons. Umgekehrt werden unterhalb der Stufe der

Vögel und der Säugetiere Körperbewegungen von den höheren cerebralen Zentren nur in geringem Maße angeregt und kontrolliert, von dem indirekten Einfluß der *Formatio reticularis* (s. S. 500) abgesehen. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet bei Fischen und geschwänzten Amphibien ein Paar riesiger Zellen am Boden der Rauten-

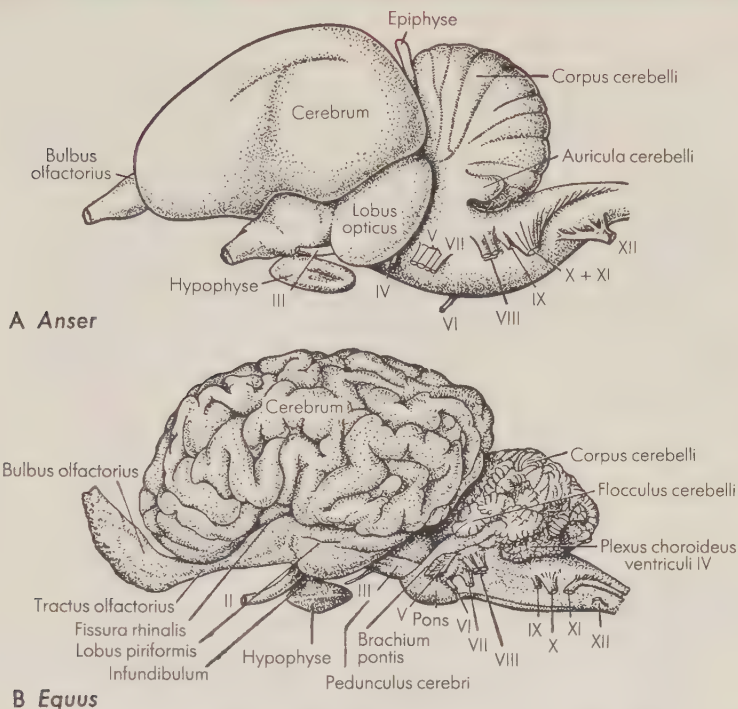


Abb. 406. Seitenansicht des Gehirns A einer Gans, B eines Pferdes. (Bei der Gans ist das Gehirn – wie beim Alligator – bei natürlicher Kopfhaltung vorn aufgerichtet.) Die römischen Ziffern bezeichnen die Hirnnerven. (Nach BÜTSCHLI, KUENZLI, SISSON)

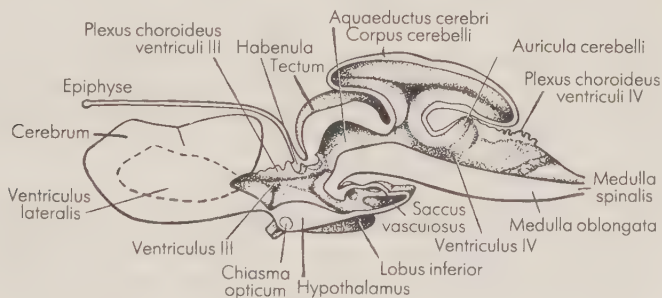


Abb. 407. Mediansagittalschnitt durch das Gehirn eines Haies (*Scyllium*) (rechte Hirnhälfte in der Ansicht von links, Schnittflächen weiß). (Nach HALLER, BURCKHARDT)

grube, *Mauthnersche Zellen*. Sie erhalten Afferenzen vom Acustico-lateralissystem, und ihre langen Neuriten durchziehen das Rückenmark in ganzer Ausdehnung. Bei Fischen und primitiven Tetrapoden erfolgt, wie auf S. 193 erwähnt, die Vorwärtsbewegung hauptsächlich durch rhythmische Schlängelbewegungen des Körpers. Bis zu

einem gewissen Grade könnten diese Bewegungen (und wahrscheinlich ist es auch so) durch Rückenmarksreflexe gesteuert werden. **Die Mauthnerschen Zellen scheinen jedoch eine allgemeine Kontrolle über diese Bewegungsimpulse auszuüben.** Bei adulten Fröschen, typischen Reptilien und höheren Vertebraten wurde diese Form der Lokomotion aufgegeben, und die Mauthnerschen Zellen sind gleichfalls verschwunden.

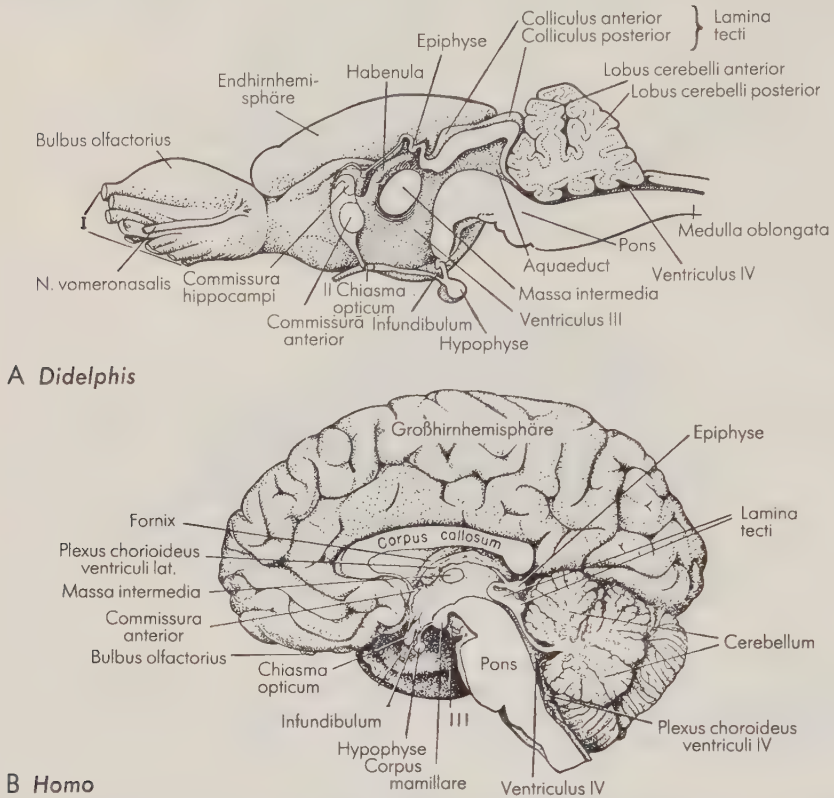


Abb. 408. Mediansagittalschnitt des Gehirns A eines Opossums, B des Menschen (rechte Hirnhälfte in der Ansicht von links, Schnittflächen weiß.) Die mediale Wand des Zwischenhirns kann sich vorwölben und mit dem entsprechenden Wandbezirk der anderen Seite verschmelzen: Massa intermedia. Sie hat keine funktionelle Bedeutung. (A nach Loo)

Die Neurone der motorischen und der sensiblen Säulen bzw. Kerngebiete der Medulla oblongata können alle erforderlichen Reflexbogen zwischen den Rezeptoren und den entsprechenden Effektoren des Kopfes und der Kiemenregion aufbauen. Das Gehirn arbeitet jedoch nicht ausschließlich nach einem solch primitiven Schema. Zusätzlich zu den einfachen Sinnesendstellen in der Haut, in den Muskeln und in der Darmwand sind im Kopfbereich besondere Sinnesorgane ausgebildet. Für die Registrierung der von diesen Organen zugeleiteten Erregungen sind entsprechende primäre Kerngebiete erforderlich. Höhere Zentren müssen für die Assoziation und die Koordination dieser Erregungen vorhanden sein, damit endgültige „Direktiven“ an die motorischen Kerngebiete des Hirnstammes und des Rückenmarks gegeben werden können. Ein Großteil dieses zentralnervösen Apparates ist in höheren Zentren des Gehirns lokalisiert, **aber selbst in dem relativ einfach gebauten Hirnstamm, den wir**

hier betrachten, finden wir ein primäres Zentrum eines der wichtigsten Sinnessysteme, nämlich des Acustico-lateralissystems.

Seitenorgane und Innenohr, beides Derivate der Dorsolateralplakode, sind Organe der speziellen Somatosensibilität. Zur primären Aufnahme ihrer Erregungen ist deshalb schon bei Fischen am Boden der Rautengrube (an ihrer breitesten Stelle),

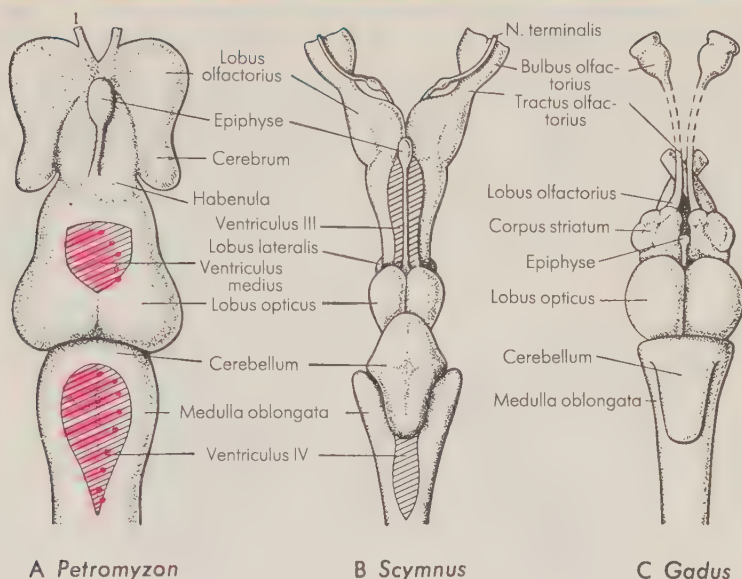
A *Petromyzon*B *Scymnus*C *Gadus*

Abb. 409. Dorsalansicht des Gehirns A eines Neunauges, B eines Haies, C eines Teleosters (Kabeljau). Der Plexus choroideus (schraffierte Felder) wurde entfernt, so daß die darunter gelegenen Ventrikelabschnitte freiliegen. (Nach BÜTSCHLI, AHLBORN)

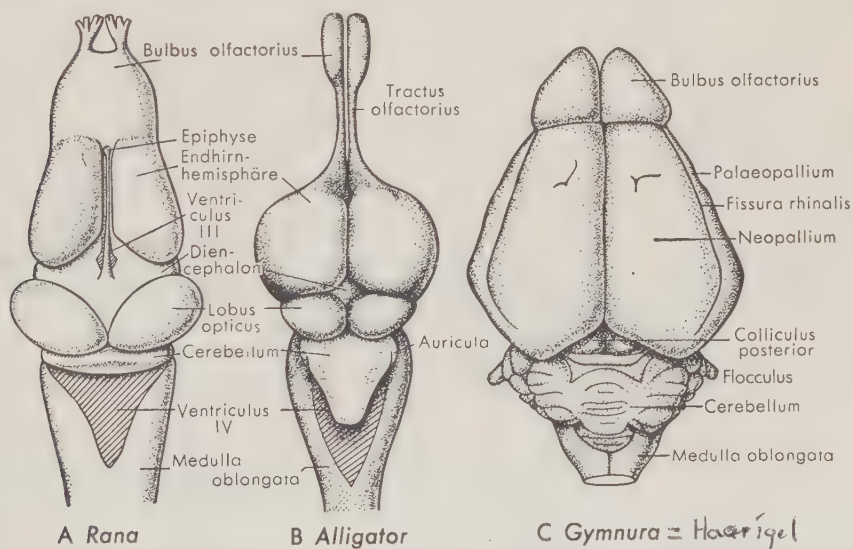
A *Rana*B *Alligator*C *Gymnura* = Rattenigel

Abb. 410. Dorsalansicht des Gehirns A eines Frosches, B eines Alligators, C eines primitiven Säugers (Rattenigel). Der Plexus choroideus (schraffierte Felder) wurde entfernt, so daß die darunter gelegenen Ventrikelabschnitte freiliegen. (Nach GAUPP, CROSBY, WETTSTEIN, CLARK)

dorsolateral von der Zellsäule für die allgemeine Somatosensibilität, ein spezielles Kerngebiet (Acustico-lateraliskerne) ausgebildet. Bei den Landwirbeltieren verschwindet zwar das Lateralissystem, die Acusticuskerne persistieren. Bei den Säugetieren sind getrennte Endkerne für den N. vestibularis und den N. cochlearis vorhanden, Vestibularis- und Cochleariskerne.

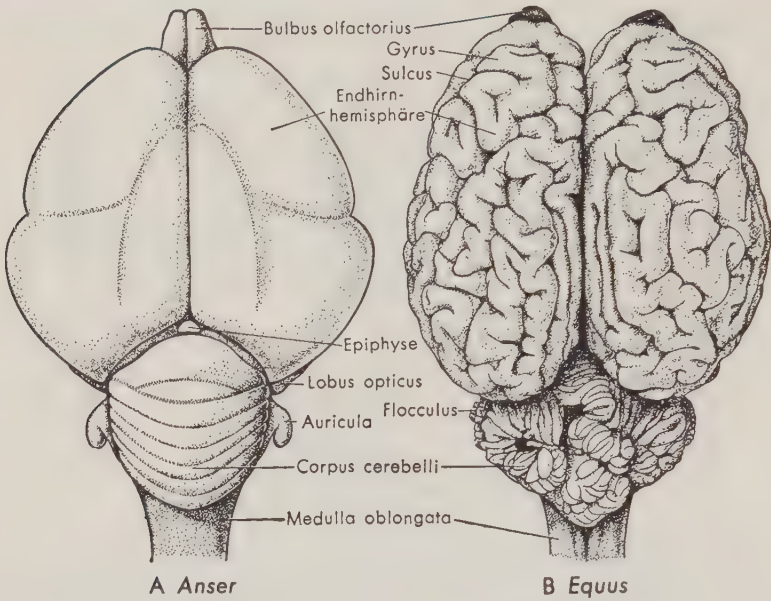


Abb. 411. Dorsalansicht des Gehirns A einer Gans, B eines Pferdes. (Nach BÜTSCHLI, KUENZLI, SISSON)

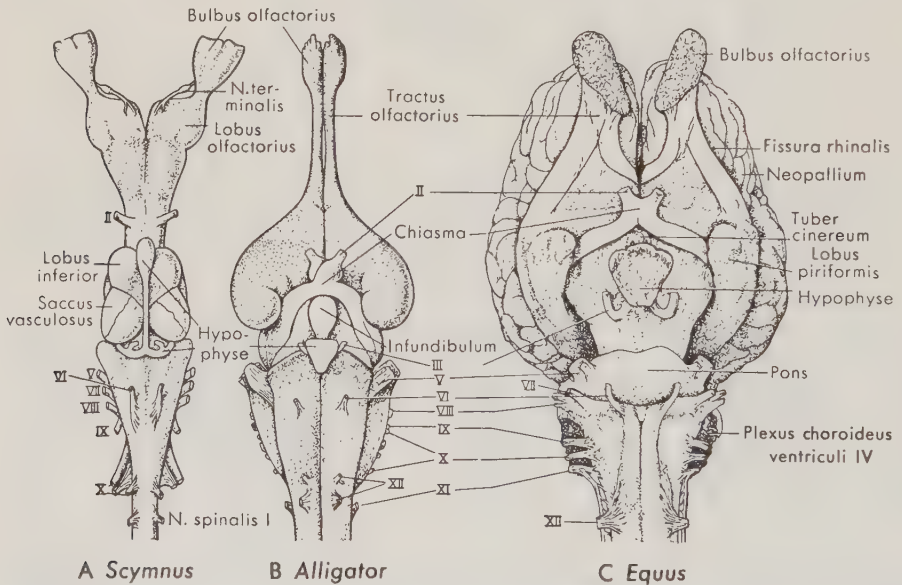


Abb. 412. Ventralansicht des Gehirns A eines Haies, B eines Alligators, C eines Pferdes. Die römischen Ziffern bezeichnen die Hirnnerven. (Nach BÜTSCHLI, WETTSTEIN, SISSON)

Cerebellum

Das *Kleinhirn* (Abb. 413; 414), das als **dorsale Differenzierung des Rautenhirns entsteht, ist ein Hirnzentrum von oft beträchtlicher Größe, das eine außerordentliche Bedeutung für die Koordination und Regulation der Motorik und für die Lageerhaltung besitzt.** Es trägt in einer passiven, im wesentlichen reflektorischen Weise zur Erhaltung des Gleichgewichts bei. Sein regulierender Einfluß auf die Muskeltätigkeit kann mit dem des Führungsstabes auf die Bewegungen eines Heeres verglichen werden. Um die allgemeinen Dispositionen eines Armeeführers auszuführen, ist es notwendig, daß Informationen über die Stellung, die jeweiligen Bewegungen, den Zustand und die Ausrüstung der Einheiten der betreffenden Truppe vorhanden sind. In ähnlicher Weise kann eine „Direktive“ für die Muskeltätigkeit, die von höheren Zentren des Gehirns kommt – sagen wir für die Bewegung einer Extremität –, nicht wirkungsvoll ausgeführt werden, wenn nicht Daten über die jeweilige Stellung und

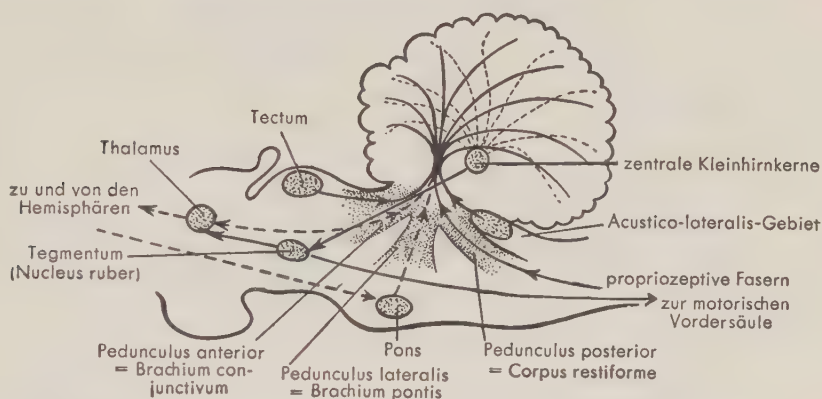


Abb. 413. Kleinhirnstiele und Faserverbindungen des Kleinhirns. Die Verbindungen zur Großhirnrinde, eine Besonderheit der Säuger, sind durch unterbrochene Linien angedeutet.

Bewegung der Gliedmaßen, den Zustand der Entspannung oder der Kontraktion der betreffenden Muskeln und die allgemeine Lage des Körpers im Raum vorhanden sind. Solche Aufgaben werden im Kleinhirn gesammelt und zusammengefaßt. Die daraus resultierenden „Befehle“, die auf efferenten Bahnen über die motorischen Neurone des Rückenmarks zur Muskulatur gelangen, machen die Bewegung erst wirkungsvoll.

Obwohl Verbindungen mit verschiedenen Sinneszentren vorhanden sind, stammen die vom Cerebellum ausgewerteten Informationen bei primitiven Formen hauptsächlich aus zwei Quellen, den Propriozeptoren in Muskeln und Sehnen sowie dem statischen Organ des Innenohres und den Seitenorganen. Wir haben erwähnt, daß für die Erregungen des Gleichgewichtssinnes ein primäres Zentrum im vorderen Teil des Bodens des Rautenhirns vorhanden ist. Das Cerebellum entwickelt sich ontogenetisch von diesem Gebiet aus dorsalwärts, und es scheint in der Phylogenese aus diesem Vestibularis-lateraliszentrum hervorgegangen. Zusätzliche Informationen erhält das Kleinhirn aus der Haut (über Abzweigungen der Hinterstrangbahnen), aus den optischen Zentren und bei niederen Vertebraten sogar vom Riechorgan. Weitere Afferenzen kommen aus den Zentren, welche die Motorik steuern. Bei Fischen und Amphibien geschieht dies durch das Tectum, bei Reptilien und Vögeln durch die Basalkerne. Bei den Säugern bestehen afferente Verbindungen vom Großhirn zum Kleinhirn, die in der Brücke (s. S. 503) auf ein zweites Neuron übergeleitet werden.

Die efferenten Fasern aus der Rinde des Cerebellums (Neurite der *Purkinje-Zellen*) verlaufen zum überwiegenden Teil zu den im Inneren des Kleinhirns gelegenen *Kleinhirnkernen*. Von dort gelangen die Erregungen zu dem Koordinationssystem der Motorik, dem sogenannten *extrapyramidalen System* (Kerne im Tegmentum, Verbindungen bei Säugern zum Thalamus und damit zur Großhirnrinde). Fasern aus der Rinde der phyletisch alten Kleinhirnabschnitte ziehen direkt zu den Vestibularisker-

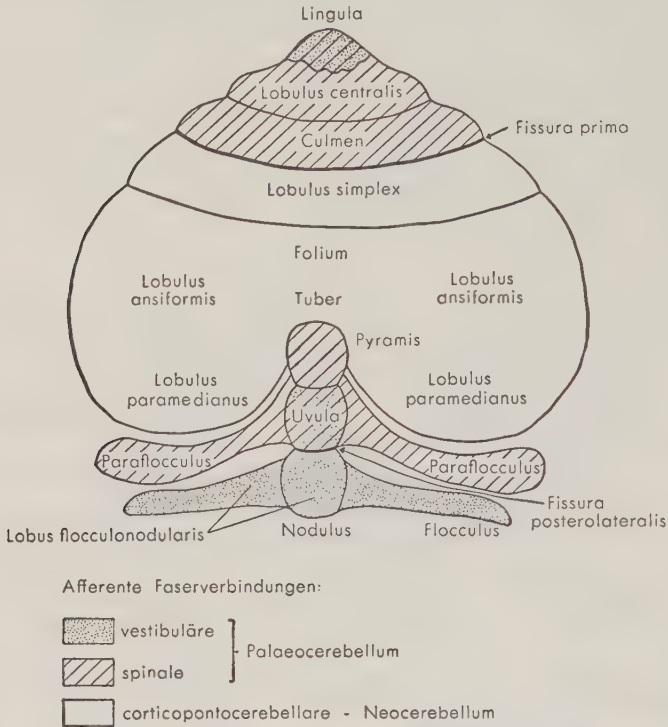


Abb. 414. Schematische Darstellung der Oberflächengliederung eines Säugerkleinhirns (im Text sind nicht alle in der Abb. erkennbaren Einzelheiten besprochen). Die punktierten und die schraffierten Areale, die mit dem Gleichgewichtssinn (Vestibularapparat) und dem Muskel- und Gelenksinn (Tiefensensibilität) in Verbindung stehen, stellen die phylogenetisch ältesten Teile des Kleinhirns dar. Die weißen Felder repräsentieren das Neocerebellum (ein Neuerwerb der Säuger), das mit dem Cortex der End- (= Groß)hirnhemisphären verbunden ist. (Aus FULTON, nach LARSELL)

nen. Bei Formen mit gut ausgebildetem Kleinhirn treten die Faserbahnen zum und vom Kleinhirn deutlich hervor. Bei den Säugetieren bilden diese Faserbündel die *Kleinhirnstiele, Pedunculi cerebelli* (Abb. 413).

So konservativ das Cerebellum in seiner grundsätzlichen Organisation und in seinem mikroskopischen Bau auch ist, so variiert es doch in seiner Größe und Ausgestaltung von Gruppe zu Gruppe in hohem Maße. Seine Größenausdehnung ist im allgemeinen mit der lokomotorischen Agilität des Tieres korreliert, was seine oft beträchtliche Größe bei vielen Fischen erklärt. Bei Vögeln und Säugetieren finden wir es auf der Höhe seiner Entwicklung (Abb. 414). Trotzdem erscheint es gegenüber dem Großhirn „klein“, da das Telencephalon hier eine noch wesentlich eindrucksvollere Weiterentwicklung erfahren hat. Die phylogenetisch ältesten Teile des Cerebellums sind die *Flocculi*, die im besonderen Maße im Dienste der Gleichgewichtsregulation stehen und eng mit dem statischen Zentrum (Vestibulariskerne) verbunden sind. Wie

in den Endhirnhemisphären und im Tectum – aber im Gegensatz zu allen anderen Abschnitten des Zentralnervensystems – ist die oberflächliche graue Substanz des Kleinhirns in Form einer Rinde, *Cortex*, angeordnet. Die Nervenzellen bilden eine aus mehreren Teilschichten aufgebaute Oberflächenschicht mit einer komplizierten Feinstruktur. Eine Flächenvergrößerung der Kleinhirnrinde wird durch eine intensive Ausbildung von Querwindungen erreicht.

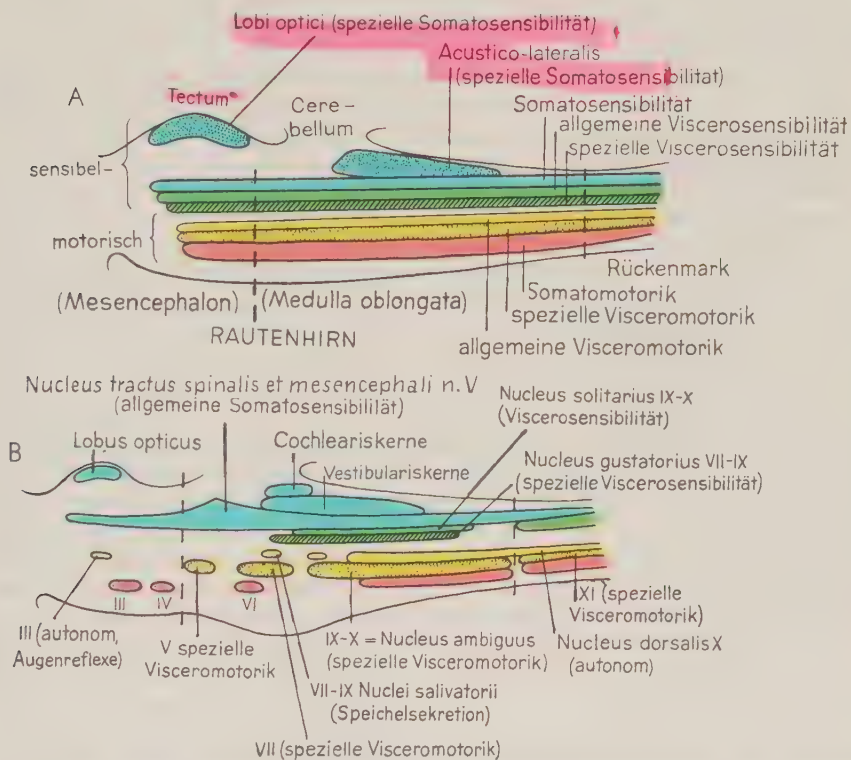


Abb. 415. Anordnung der motorischen und der sensiblen Kerngebiete im Rautenhirn (Ansicht von lateral). Kerngebiete für allgemeine Somatosensibilität: blau; spezielle Somatosensibilität: blau punktiert; allgemeine Viscerosensibilität: grün; spezielle Viscerosensibilität: grün schraffiert; allgemeine Visceromotorik: gelb; spezielle Visceromotorik: gelb punktiert; Somatomotorik: rot. A Hypothetischer Primitivzustand: Die Zentren des Hirnstammes stehen miteinander und mit den Zellsäulen des Rückenmarks in kontinuierlicher Verbindung. Es ist jedoch anzunehmen, daß selbst auf dieser Entwicklungsstufe spezielle somatosensible Zentren für Auge und Ohr ausgebildet waren. Für die Branchialmuskulatur ist ein besonderes motorisches Zentrum (spezielle Visceromotorik) vorhanden; B Säugierzustand: Die somatosensible Säule ist noch im wesentlichen ein zusammenhängender Strang (nahezu vollständig an den N. V angeschlossen), die anderen Zellsäulen sind dagegen in einzelne Kerne gegliedert. Die viscerosensible Zellsäule besteht aus einem Kern für die allgemeine Viscerosensibilität (hauptsächlich für afferente Fasern von den Eingeweiden via N. vagus) und einem Kern für die spezielle Viscerosensibilität (Geschmackssinn). Ein kleiner visceromotorischer Kern für die autonomen Augenreflexe liegt im vorderen Abschnitt des Rautenhirns (Mesencephalon), ein kleiner visceraler Kern, der Nucleus salivatorius, dorsal vom Facialiskern. Er entsendet sekretorische Fasern zu den Speicheldrüsen und ein großer visceraler Kern parasymphatische Fasern zu den Eingeweiden über den N. vagus. Für die Branchialnerven (Nn. V, VII und IX, X, XI [Nucleus ambiguus]) sind wichtige spezielle visceromotorische Kerngebiete ausgebildet. Somatomotorische Kerngebiete haben sich vorn als kleine Kerne für die äußeren Augenmuskeln und im hinteren Bereich des Rautenhirns als Hypoglossuskern differenziert.

Vorderer Abschnitt des Rautenhirns: Mesencephalon

Der basale Abschnitt des *Mittelhirns*, das *Tegmentum*, ist hauptsächlich Sitz von Zentren und Faserbahnen, die motorische Impulse von „höheren“ Zentren im Hirnstamm abwärts leiten (*extrapyramidales System*). Bei niederen Vertebraten sind die Nervenzellen ziemlich diffus als Reticularissystem angeordnet (s. S. 500). Sie können sich jedoch auch zu „Kernen“ zusammenlagern. Bei den Säugetern kommt z. B. dem *Nucleus ruber* eine wesentliche Bedeutung zu, da ihm die efferenten Impulse des Kleinhirns zufließen.

Bei den Mammalia lagert sich dem Tegmentum basal jederseits die Pyramidenbahn auf. Die so entstandenen *Pedunculi cerebri* (*Crura cerebri*) fassen eine mehr oder minder deutliche *Fossa interpeduncularis* zwischen sich.

Das Mittelhirndach erfährt eine recht vielgestaltige Entwicklung. Bei allen Vertebraten enden die Fasern des N. opticus, die im Prosencephalon in das Gehirn eintreten, nicht im Zwischenhirn. Während sich bei den Säugetern eine Sehbahn zu einem bestimmten Abschnitt der Großhirnrinde ausgebildet hat (s. unten), verlaufen die Opticusfasern bei den übrigen Vertebraten dorsal- und caudalwärts zum Mittelhirndach, dem Tectum, das bei Nichtsäugern paarige Vorwölbungen, die *Lobi optici*, aufweist. Sie sind besonders ausgeprägt bei Fischen, bei denen – wie bei Vögeln und vielen Teleosteen – der Gesichtssinn hochentwickelt ist. Der Lobus opticus zeigt (wie bei Säugetern das vordere Paar der Corpora quadrigemina) eine komplizierte histologische Struktur mit einer regelhaften Schichtung von Zellagen, ähnlich wie in Groß- und Kleinhirnrinde der Säuger. Das Tectum ist primär ein Sehzentrum, doch sind Faserbahnen von anderen Sinneszentren hinzugekommen – so vom Innenohr und vom Lateralissystem, von somatosensiblen Gebieten und vom Riechhirn. Dadurch wird es schließlich ermöglicht, daß sensible Erregungen aus allen somatischen Regionen hier vereinigt und integriert werden und entsprechende motorische Antworten ausgelöst werden können. Das Tectum erscheint somit bei Fischen und Amphibien (bei denen die Endhirnhemisphären wenig entwickelt sind) als das wahre „Zentrum“ des Nervensystems, das den größten Einfluß auf die Körpertätigkeit ausübt. Bei Reptilien und Vögeln besitzt das Tectum ebenfalls noch eine große Bedeutung, doch wird sie durch die Evolution des Endhirns gemindert und bei den Vögeln durch die Hemisphärenentwicklung weitgehend verdeckt.

Bei den Säugetern hat das Tectum eine überraschende Reduktion erfahren; die meisten seiner Funktionen sind der grauen Substanz der Endhirnhemisphären übertragen worden, und die Mehrzahl der Sinneseindrücke, die bei niederen Vertebraten im Tectum integriert werden, wird bei den Säugetern statt dessen in die Hemisphären projiziert. Nicht einmal mehr die Seheindrücke werden hier perzipiert; das einstmals bedeutende und ausgedehnte Tectum tritt nur noch in Form von zwei Paar kleiner Anschwellungen auf, den Corpora quadrigemina (= *Lamina tecti*), die im wesentlichen als Schaltstelle für optische Reflexe wirken (vorderes Hügel paar) und im Nebenschluß an die Hörbahn angeschlossen sind, die akustische Erregungen zur Großhirnrinde leitet (hinteres Hügel paar). (Wie bereits erwähnt, ist dem Tectum im strengen Sinne nur das vordere Hügel paar homolog.)

Prosencephalon: Diencephalon

Das Zwischenhirn, der den dritten Ventrikel umschließende Hirnabschnitt, besitzt dorsale und ventrale Differenzierungen von Interesse (Abb. 416). Im Zwischenhirndach bildet sich, wie im letzten Kapitel ausgeführt wurde, bei *Sphenodon* und einigen Lacertiliern ein unpaares Auge, das Parietalorgan; bei *Petromyzon* entstehen zwei Medianaugen (Parietalorgan und Pinealorgan). Bei den anderen Vertebraten wird das

Pinealorgan durch die *Epiphyse* vertreten, deren Funktion noch nicht restlos geklärt ist. Das Zwischenhirndach ist dünn und bildet den *Plexus choroideus* des 3. Ventrikels und im vorderen Abschnitt bei einigen Gruppen auch im Adultstadium einen dünnwandigen Sack, die *Paraphyse*, deren Funktion ebenfalls noch unbekannt ist. Möglicherweise gibt sie Glykogen an den Liquor cerebrospinalis ab. Im Boden des Diencephalons liegt das *Chiasma opticum*. Bei den meisten Fischen setzt sich der *Recessus infundibuli* nach caudal in den *Saccus vasculosus* fort, über dessen Funktion noch keine einhellige Auffassung besteht. Er ist bei Tiefseefischen besonders gut entwickelt (Abb. 404, S. 505). Das wichtigste Anhangsorgan des Zwischenhirns ist die *Hypophyse* (Hirnanhangsdrüse, Abb. 427–430, S. 528–531), das herausragendste endokrine Organ des Körpers (s. Kapitel 17).

Die Wände des Zwischenhirns werden insgesamt als *Thalamus* bezeichnet, an dem wiederum *Epithalamus*, *Thalamus* (i. e. S.) und *Hypothalamus* unterschieden werden. Bei Fischen wölbt sich ein verdickter Abschnitt des Hypothalamus oberflächlich als *Lobus inferior* (Abb. 404), bei Amphibien und Reptilien als *Lobus lateralis* vor. Der Epithalamus ist von relativ geringer Bedeutung. Erwähnenswert ist lediglich, daß hier bei allen Vertebraten ein *Nucleus habenulae* ausgebildet ist, eine kleine Gruppe von Nervenzellen in der Faser Verbindung vom Riechhirn zum Hirnstamm.

Der *Hypothalamus* enthält eine Anzahl von lebenswichtigen Kerngebieten, sie stellen die höchsten Zentren des visceralen Nervensystems dar (u. a. das *Tuber cinereum* und bei den

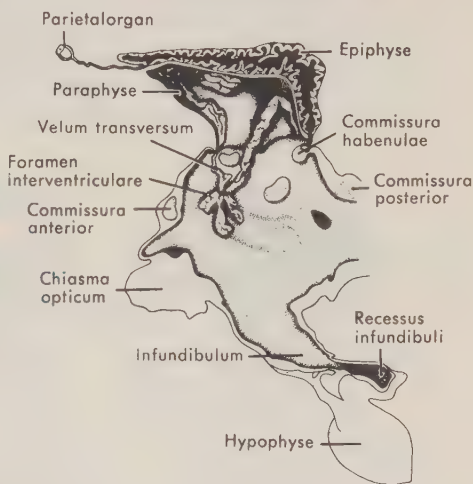


Abb. 416. Sagittalschnitt durch das Diencephalon von *Sphenodon*. Derivate des Zwischenhirndaches und des Zwischenhirnbodens (Vorderende links). (Nach Gisi)

Säugetieren die *Corpora mamillaria*, an denen die als Fornix bezeichneten Faserbahnen vom Hippocampus enden). Die Aufgaben der im Hypothalamus lokalisierten Zentren sind bisher nur unvollkommen zu übersehen. Es ist jedoch von Interesse, daß außer dem Wasserhaushalt u. a. die Temperaturregulation bei Vögeln und Säugetieren und bei der letztgenannten Gruppe auch der Schlaf durch den Hypothalamus kontrolliert werden. Der (eigentliche) *Thalamus* ist bei den niederen Vertebraten ein Gebiet von bescheidener Bedeutung, auf jeden Fall jedoch eine Schaltstelle für Impulse zu und von den Endhirnhemisphären. Der ventrale Teil ist ein vorgeschobener Vorposten der motorischen Säulen des Hirnstammes und des Rückenmarks und funktionell ein Schaltzentrum für zumindest einen Teil der motorischen Impulse, die vom Telencephalon nach abwärts verlaufen. Der dorsale Teil des Thalamus stellt ein sensibles Schaltzentrum für Impulse dar, die zum Endhirn aufsteigen. Bei den niederen Vertebraten, bei denen die Hemisphären verhältnismäßig unentwickelt sind, ist diese Region von keiner großen Bedeutung. Bei höheren Wirbeltieren jedoch, bei denen – wie wir sehen werden – die Hemisphären zu beherrschenden Assoziationszentren wurden, treten die Funktionen des Thalamus dorsalis stärker hervor. Erregungen der Hautsensibilität und Impulse des akustischen Sinnes werden in den dorsalen Thalamuskernen auf ein neues Neuron übertragen und zum Telencephalon

weitergeleitet. Außerdem enden die Fasern des N. opticus, die bei den meisten Vertebraten durch das Diencephalon zum Tectum verlaufen, bei den Mammaliern größtenteils in einem besonderen Abschnitt des Thalamus, dem *Corpus geniculatum laterale*. Von hier führt die Sehbahn zur Großhirnrinde (*Area calcarina*) und eine Reflexbahn zu den vorderen Vierhügeln.

Telencephalon

Die Evolution der Endhirnhemisphären ist mit das eindrucksvollste Geschehen in der Evolution der Wirbeltiere. Diese paarigen Ausstülpungen des Vorderhirns begannen, so scheint es, einfach als Orte der Geruchsrezeption. Früh in der Tetrapodengeschichte wurden sie zu großen und wichtigen Zentren der sensiblen Korrelation; auf der Säugerstufe sind die stark ausgedehnten Oberflächen der Hemisphären zu den beherrschenden Assoziationszentren geworden, zum Sitz der höchsten geistigen Fähigkeiten. Die Entwicklung solcher Zentren in diesem Gebiet hebt die Bedeutung des Geruchssinnes bei den Vertebraten hervor. Wie wir gesehen haben, sind Stato-acustico-lateralissystem und Gesichtssinn sensible Systeme, auf denen früh in der Wirbeltiergeschichte wichtige Korrelationsmechanismen errichtet wurden, doch hat sich in dem langen Gang der Geschichte der Geruchssinn als dominant erwiesen. Er ist zwar bei den höheren Primaten wie auch beim Menschen von geringerer Bedeu-

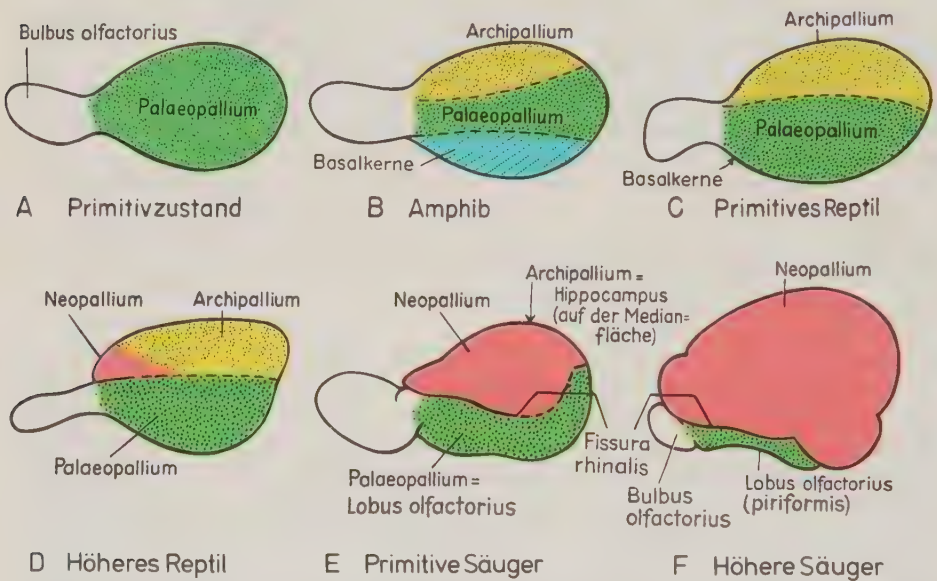


Abb. 417. Fortschreitende Differenzierung der Endhirnhemisphäre in der Phylogenese (vgl. Abb. 418). Seitenansicht der linken Hemisphäre und des Bulbus olfactorius. In dem in Abb. A dargestellten Primitivstadium ist die Hemisphäre lediglich Riechhirn (Lobus olfactorius); B bei den Amphibien haben sich dorsal das Archipallium (Hippocampusformation) und ventral die Basalkerne (Corpus striatum) differenziert; C die Basalkerne sind nach dem Inneren der Hemisphäre verlagert; D bei vielen (evoluierten) Reptilien tritt als kleines Areal ein Neopallium auf; E bei primitiven Säugern ist das Archipallium auf die mediane Fläche der Hemisphären verdrängt, das Neopallium aber noch von bescheidener Größe, der Lobus olfactorius wölbt sich basal der Fissura rhinalis noch deutlich hervor; F bei den höheren Mammaliern ist das primitive Riechhirn auf die Basalfläche des Telencephalons beschränkt, das Neopallium hat sich außerordentlich ausgedehnt. Die verschiedenen Hemisphärenanteile sind durch unterschiedliche Farben gekennzeichnet.

tung, doch war er – und ist es noch – bei den meisten Wirbeltiergruppen einer der wichtigsten Kanäle, durch den Informationen aus der Außenwelt aufgenommen wurden und werden. So ist es nur natürlich, daß seine cerebralen Zentren die Grundlage für die Errichtung höherer korrelativer und assoziativer Mechanismen bildeten.

Rostraler Abschnitt des *Endhirns* ist der paarige *Bulbus olfactorius*. In ihn treten die von den olfaktorischen Zellen der Riechschleimhaut ausgehenden *Fila olfactoria* (Nn.

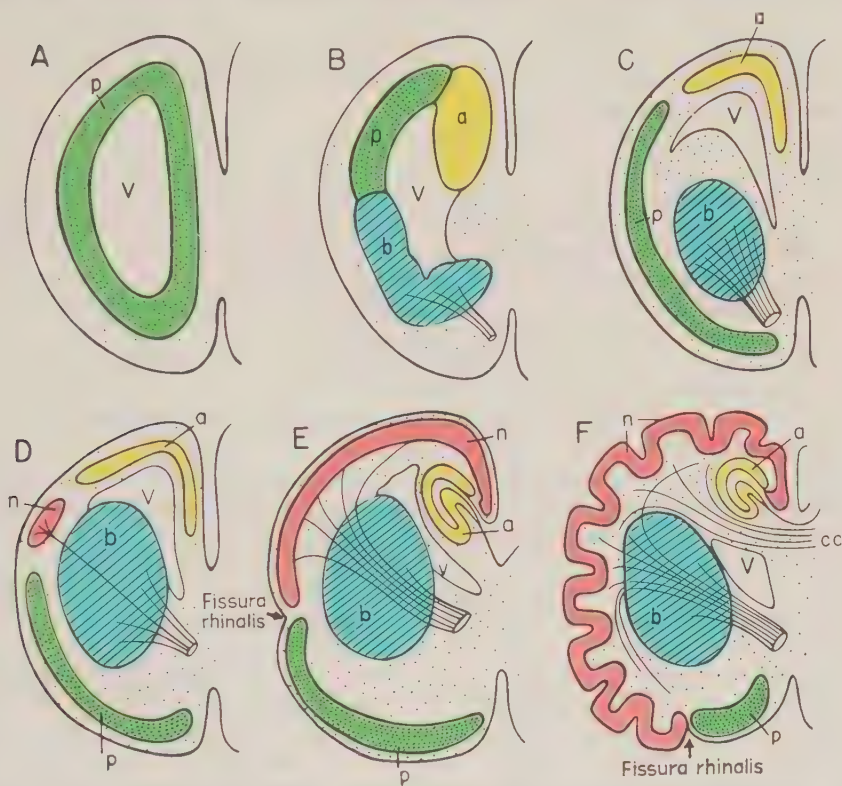


Abb. 418. Stadien der phylogenetischen Entwicklung des Corpus striatum und der Hirnrinde (Cortex cerebri). Schematische Schnitte durch die linke Endhirnhälfte. A Primitives Stadium: Das Endhirn ist im wesentlichen Riechhirn (Lobus olfactorius); die graue Substanz liegt ventrikelnah und ist nur wenig differenziert; B Zustand bei modernen Amphibien; graue Substanz noch von der Oberfläche entfernt, jedoch in Palaeopallium (= Lobus olfactorius), Archipallium (Hippocampusformation) und Basalkernen (= Corpus striatum) differenziert; C weiter fortgeschrittenes Stadium: die Basalkerne haben sich in das Innere der Hemisphäre verlagert, die Zellen der pallialen Abschnitte schwärmen nach der Hemisphärenoberfläche aus; D Zustand bei evoluierten Reptilien: Differenzierung des Neopalliums beginnt; E primitives Säugerstadium: das Neopallium hat sich ausgedehnt und erhält zahlreiche Verbindungen zum Hirnstamm; das Archipallium ist auf die mediale Seite der Hemisphäre verdrängt und eingerollt: Hippocampusformation; das Palaeopallium besitzt noch eine beträchtliche Ausdehnung; F progressive Säuger: das Neopallium hat sich durch die Ausbildung von Furchen und Windungen außerordentlich vergrößert, das Gehirn ist gyrencephal geworden. Das Palaeopallium ist als Lobus piriformis auf ein begrenztes Areal an der Basalfäche des Großhirns beschränkt. Als große, die neopallialen Anteile beider Hemisphären verbindende Commissur hat sich der Balken (Corpus callosum) entwickelt. Abk.: a Archipallium; b Basalkerne; cc Corpus callosum; n Neopallium; p Palaeopallium; v Ventrikel. Die farbliche Kennzeichnung der „grauen Substanz“ der verschiedenen Hemisphärenabschnitte entspricht der Farbgebung in Abb. 417.

olfactorii) ein und geben ihre Erregung an ein zweites Neuron weiter, dessen Neurit sie über den *Tractus olfactorius* zu den *Endhirnhemisphären* leitet. Bulbus und Tractus olfactorius sind bei den Vertebraten universell ausgebildet. Bei den Fischen sind sie allerdings klein und unvollkommen differenziert, und nur die vorderen Teile der Hemisphäre sind paarig. Die ursprüngliche Form der Tätigkeit der Hemisphären, wie wir sie noch bei den Cyclostomen antreffen, ist bei den höheren Vertebraten lediglich auf den als *Lobus olfactorius* (Riechlappen) bezeichneten Abschnitt des Endhirns beschränkt (Abb. 417; 418 A). In diesem Hirnteil werden Riechempfindungen gesammelt und an Zentren in weiter caudal gelegenen Hirnabschnitten zur Korrelation mit anderen Impulsen weitergeleitet. Nur wenige Fasern ziehen in umgekehrter Richtung vom Hirnstamm zu den Hemisphären, um hier Korrelationen zu ermöglichen. **Das Endhirn ist primär Riechhirn.**

In einem etwas mehr evoluierten Typ der Hemisphären, wie wir ihn bei Amphibien (oder Haien) beobachten (Abb. 417 B; 418 B), können wir an den Hemisphären drei Areale abgrenzen, die wegen ihrer Weiterentwicklung bei progressiveren Vertebraten von Interesse sind. **Die periventrikulär angeordneten Nervenzellen wandern bei diesen etwas höher entwickelten Typen im größten Teil der Hemisphären zunehmend von ihrer primitiven ventrikelnahen Lage nach der Oberfläche zu, und so entsteht die Hirnrinde (Cortex cerebri) oder das Pallium (der „Mantel“).** Bei den Amphibien liegt die graue Substanz noch zum großen Teil innen, doch wollen wir die folgenden Termini im Hinblick auf die spätere Entwicklung bereits anwenden. Ein Hirnareal an der lateralen Wand der Hemisphäre, das seinen Charakter als einfaches olfaktorisches Perzeptionszentrum beibehält, ist das *Palaeopallium*, das bei evoluierten Typen den *Lobus olfactorius* bildet. Im dorsomedialen Abschnitt der Hemisphärenwand liegt das *Archipallium*, ein etwas höher entwickeltes Korrelationszentrum, das bei den Säugern zur *Hippocampusformation* wird. **Der Hippocampus ist ein vornehmlich efferentes System, welches das „emotionelle“ Verhalten regelt.** Ventral liegt ein großes Gebiet grauer Substanz, das auch bei der Höherentwicklung der Hemisphärenstrukturen nicht an die Oberfläche gelangt, sondern in der Tiefe bleibt. Es bildet die *Basalkerne (Nuclei basales, Basalganglien)* oder das *Corpus striatum* (der Vögel und der Säugetiere).

Der aberrante Typ des Telencephalons, den wir bei den meisten Knochenfischen beobachten, sei hier nur kurz gestreift (Abb. 419). Bei diesen Fischen finden wir keine Spur einer Zellwanderung aus der ventrikulären Matrix nach der Oberfläche, wie sie bei höheren Tetrapoden auftritt. Im Gegenteil, **die Außenwände der Hemisphären bleiben dünne epitheliale Membranen, und die Nervenzellen sind zu einer basalen Zellmasse zusammengedrängt, die sich von unten her gegen das Ventrikellumen vorwölbt und sowohl die Basalkerne als auch jene Organbezirke enthält, die bei anderen Formen das Pallium bilden.** Diese Entwicklung ist typisch für die Actinopterygier. Wie zu erwarten – nachdem die Tetrapoden diese aberrante Organisation des Endhirns nicht aufweisen – besitzen die Lungenfische „normale“ statt „evertierte“ („umgedrehte“) Hemisphären. Der einzige lebende Coelacanth, die auch in anderer Hinsicht abweichend gestaltete *Latimeria*, zeigt dagegen eine recht eigentümliche, etwa intermediäre Organisationsform der Hemisphären.

Bei den Reptilien (Abb. 417 C; 418 C) sind die Hemisphären sowohl hinsichtlich ihrer Größe als auch der Kompliziertheit ihrer Strukturen höher entwickelt als bei den Amphibien. Ein Teil der Zellen der grauen Substanz ist oberflächenwärts ausgeschwärmt. Die Basalkerne liegen in der Tiefe und nehmen einen beträchtlichen Teil der Bodenfläche der Ventrikel ein. Sie bilden keinesfalls nur olfaktorische Zentren. Starke Projektionsfaserbündel verlaufen vom Thalamus zu ihnen aufwärts und umgekehrt von ihnen abwärts zum Hirnstamm. **Die Basalkerne sind augenscheinlich ein Korrelationszentrum von beträchtlicher Bedeutung.** Bei den Vögeln (Abb. 420 A) hat

die Ausgestaltung und Weiterentwicklung der Basalkerne ihren Höhepunkt gefunden. Die Endhirnhemisphären der Vögel sind groß, doch beruht ihre Ausdehnung auf einer außerordentlichen Vergrößerung der Basalkerne, und die Außenwände der Hemisphären sind wenig entwickelt. Ein kleines Areal ist als Palaeopallium ausgebildet, und

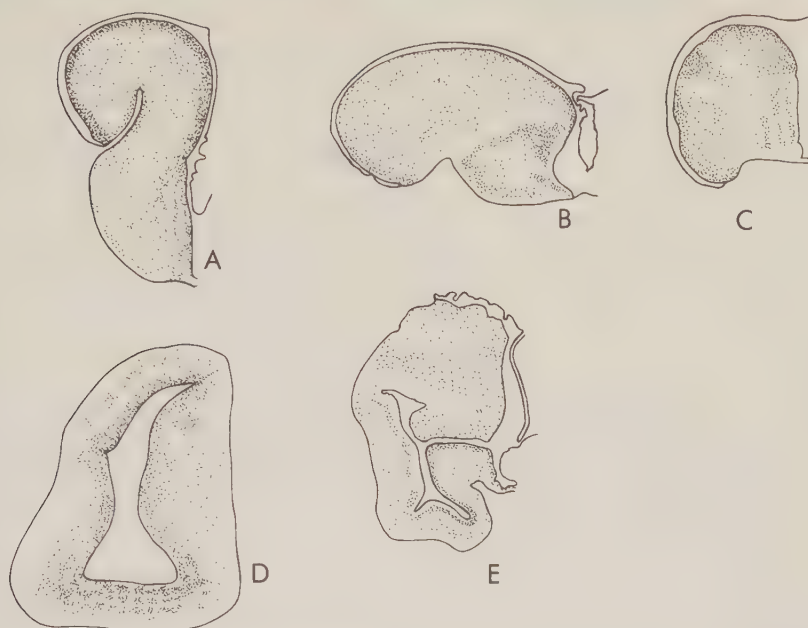


Abb. 419. Querschnitte durch jeweils eine Endhirnhemisphäre verschiedener Knochenfische (Medianebene am rechten Rand jeder Zeichnung). A *Polypterus* (Chondrostei); B *Amia* (Holostei); C *Carassius* (Teleostei); D *Protopterus* (Dipnoi); E *Latimeria* (Crossopterygii). Die Endhirnhemisphären der Lungenfische ähneln denen der Amphibien (s. Abb. 418 B). Bei allen Actinopterygiern und – in geringerem Maße – bei *Latimeria* ist die dorsale Hemisphärenwand membranös, das Ventrikellumen dorsalwärts verlagert. Die außerordentlich vergrößerten Basalkerne nehmen eine ventrale (basale) Position ein, so daß man von einer „evertierte“ Hemisphäre spricht. (Nach NIEUWENHUIS and KUHLENBECK)

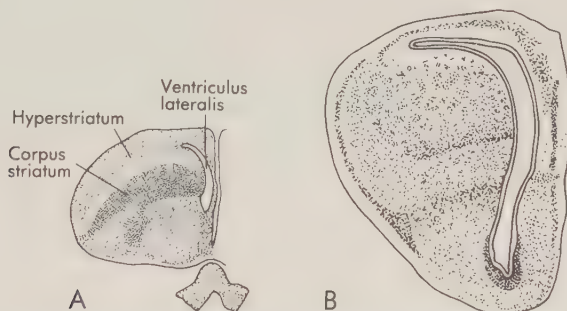


Abb. 420. Querschnitt durch eine Endhirnhemisphäre A eines Sperlings und B eines Alligators. Bei den Vögeln bilden die Basalkerne ein voluminöses Corpus striatum, dem dorsal ein Hyperstriatum aufliegt. Ein Cortex cerebri ist so gut wie nicht ausgebildet. Dies ist kein Charakteristikum der Archosauria, da der Alligator ein relativ „normal“ entwickeltes Endhirn besitzt. (Nach ARIENS KAPPERS, HUBER and CROSBY)

im medioposterioren Bereich der Hemisphäre ist ein mäßig ausgedehnter Rindenabschnitt von archipallialem Typ vorhanden. Statt des Neopalliums, bei den Säugetieren der Sitz der höchsten cerebralen Aktivitäten, sind die Basalkerne, das *Corpus striatum*, mächtig entwickelt. Selbst wenn wir das Hyperstriatum zunächst außer acht lassen, so ist das Corpus striatum eine große, solide Gewebemasse, gebildet von Nervenzellen und -fasern, und füllt das Innere der Hemisphäre weitgehend aus. Vögel verfügen über ein reiches Inventar komplizierter „Instinkthandlungen“ für die verschiedenartigsten Umweltsituationen. Wahrscheinlich wird der Ablauf dieser Mechanismen vom Corpus striatum ausgelöst und gesteuert. Viele Vögel jedoch, vor allem Krähen und Raben, besitzen die Fähigkeit, aus Erfahrung zu lernen. Bei den Säugetieren sind Gedächtnis und Lernen an die Differenzierung der Großhirnrinde gebunden, die bei den Vögeln wenig entwickelt ist. Statt dessen scheint, wie experimentelle Untersuchungen zeigen, diese Fähigkeit im *Hyperstriatum* verankert, das sich auf dem Striatum im Hemisphäreninneren entwickelt. Die Exstirpation dieser Region, speziell des oberen Anteils, zerstört bei den Vögeln das Gedächtnis und die Fähigkeit zu lernen, während das Repertoire stereotyper Verhaltensweisen unverändert erhalten bleibt.

Die ersten schwachen Spuren einer säugertypischen Entwicklung der Großhirnrinde können bei bestimmten Reptilien beobachtet werden (Abb. 417 D, S. 516; 418 D, S. 517). Zwischen Palaeopallium und Archipallium tritt in einem kleinen Areal ein neuer Rindentyp auf, das *Neopallium*. Bereits auf dieser Anfangsstufe ist das Neopallium ein Assoziationszentrum, das – wie die Basalganglien – sensible Erregungen, die über den Hirnstamm zugeleitet werden, verarbeitet und „Befehle“ direkt an die motorischen Kerngebiete entsendet.

Die Evolution des Mammaliergehirns besteht im wesentlichen in der Flächenvergrößerung und der Vervollkommnung des Neopalliums. Die Großhirnhemisphären übertreffen dank des Wachstums des Neopalliums alle übrigen Hirnabschnitte an Ausdehnung und beherrschen sie auch funktionell. Diese Dominanz läßt sich bei Säugern aller Evolutionsstufen nachweisen. Sie tritt bei einer Vielzahl progressiver Formen, vor allem beim Menschen, besonders in Erscheinung. Selbst bei den primitiveren Säugetieren (Abb. 417 E; 418 E) hat sich das Neopallium über Dorsal- und Seitenfläche der Hemisphären ausgedehnt. Es hat das Archipallium auf die mediane Hemisphärenfläche verdrängt. Das Palaeopallium ist auf den ventrolateralen Abschnitt der Hemisphäre beschränkt, basal der *Fissura rhinalis*, der Grenzfurche zwischen Riechhirn und nichtolfaktorischer Rinde. Mit der weiteren Größenzunahme des Neopalliums (Abb. 417 F; 418 F) wird das Archipallium an der medianen Hemisphärenfläche stärker eingefaltet und bildet den *Hippocampus*. Der Lobus olfactorius, der das Palaeopallium repräsentiert, ist auf einen kleinen ventralen Hemisphärenabschnitt begrenzt – den *Lobus piriformis*. Die Basalganglien bleiben in relativ bescheidener Größe als Schaltzentren für die extrapyramidale Motorik erhalten.

Das Neopallium entwickelt in der Evolution der Mammalia neuere und höhere Formen cerebraler Aktivität hinsichtlich der Korrelation und Assoziation, es übernimmt viele Aufgaben, die bei niederen Wirbeltiergruppen von Zentren des Hirnstammes und von den Basalkernen ausgeführt werden. Das Tectum verliert seine frühere Bedeutung und wird vornehmlich zu einem Schaltzentrum für optische und akustische Reflexe. Die Erregungen aus den großen Sinnesorganen, aber auch aus den zahllosen kleinen Sinnesrezeptoren der gesamten Körperperipherie gelangen zum Thalamus (i. w. S.) und von dort über die mächtig entfaltete Stabkranzfaserung des Thalamus zur Großhirnrinde. Bereits bei niederen Vertebraten hatten sich afferente Faserbahnen vom Thalamus zu den Basalganglien ausgebildet und bei Vögeln zu mächtigen Projektionsbahnen zu diesem beherrschenden Hirnabschnitt entwickelt. Bei den Säugern jedoch ziehen diese Fasern zum größten Teil durch die Basalkerne

hindurch, zerlegen dadurch das *Corpus striatum* in *Caudatum* und *Putamen* und erreichen die neopalliale Rinde. Aufgrund aller ihr durch afferente Fasern zugeführten Informationen kann diese dann die richtige „Entscheidung“ treffen. Die efferenten Impulse des Neocortex werden über den *Balken*, *Corpus callosum*, den entsprechenden Rindengebieten der gegenseitigen Hemisphäre zugeleitet, über cortico-ponto-cerebellare Fasern dem Kleinhirn zugeführt (s. S. 511). Das extrapyramidale System

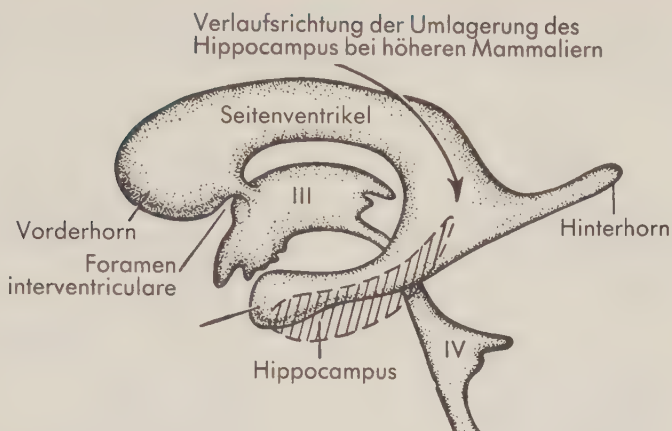


Abb. 421. Hirnventrikel eines evolierten Säugers (*Homo*) (Ansicht von links). Die Ventrikelräume sind als solide Strukturen dargestellt, das Hirngewebe ist entfernt. Mit der Vergrößerung der Endhirnhemisphären hat sich der Seitenventrikel nach hinten mit einem Hinterhorn in den Lobus occipitalis, nach basalwärts und seitlich vorwärts mit einem Unterhorn in den Lobus temporalis ausgedehnt. Mit dieser Umformung und Ausdehnung des Seitenventrikels nach rückwärts und basalwärts gehen Veränderungen in der Lage verschiedener Hirnteile parallel. Der Hippocampus, der sich dorsal an der medialen Fläche der Hemisphäre entwickelt hat (s. Abb. 418 F, S. 517), ist bei evoluierten Säugern nach rückwärts und basalwärts gedreht worden und kommt in eine ventrale Position nahe der Mittellinie.

erhält direkt und indirekt Kenntnis von diesen corticalen Efferenzen, selbst dem Hypothalamus und damit dem vegetativen Nervensystem werden sie zugeleitet. Die wichtigste motorische Faserbahn des Neopalliums ist jedoch der *Tractus pyramidalis* (*Pyramidenbahn* = Tr. corticobulbaris und Tr. corticospinalis), dessen Faserzahl (und damit auch die Bedeutung) mit der steigenden Organisationshöhe des Tieres relativ zunimmt. Er verläuft von dem motorischen Areal der Großhirnrinde, direkt – ohne Unterbrechung durch eine Synapse – zu den willkürmotorischen Kernen des Hirnstammes und des Rückenmarks; eine Tatsache, die ebenfalls die beherrschende Stellung der Großhirnrinde deutlich macht.

Mit der Ausdehnung des Neopalliums der Hemisphären bei evoluierten Säugern überdeckt dieses Rindenareal die anderen Hirnteile und hüllt sie ein, wie wir bei einem Vergleich mit primitiveren Säugerhirnen sehen können (vgl. Abb. 405 C, S. 506; 408 A, S. 508; und 410 C, S. 509; mit Abb. 406 B, S. 507; 408 B, S. 508; und 411 B, S. 510). Bei diesem Vorgang kommt es zu starken Veränderungen und Umformungen der älteren Hemisphärenabschnitte, und der eingeschlossene Ventrikel nimmt eine komplizierte Gestalt an (wie uns Abb. 421 zeigt). Da das Neopallium hauptsächlich als flächenhaft ausgebreitete Schicht und nicht als solide Gewebsmasse angeordnet ist, wäre eine einfache Vergrößerung der Hemisphären nicht in allen Fällen ausreichend,

um die notwendige Vermehrung der Zahl der Nervenzellen zu ermöglichen. Eine Verdickung der Rindenschicht scheint aber mit der Organisationsform der Rinde nicht vereinbar. Deshalb ist einerseits bei evoluierten Säugern innerhalb der Mammalia, und zum anderen bei großen Tieren innerhalb einer Säugergruppe von gleicher Organisationshöhe, der Cortex stark gefurcht und in Windungen gelegt. Diese Windungen, Gyri, werden durch Furchen, Sulci, getrennt und zeigen innerhalb systematischer Gruppen ein recht ähnliches Muster. Die Furchen markieren jedoch in der Regel nicht die exakten Grenzen strukturell unterschiedlicher Rindenfelder. Fossilfunde lassen erkennen, daß die Windungsmuster der Säugerhemisphäre in zahlreichen Abstammungsreihen der Mammalia unabhängig voneinander entstanden sind (Abb. 422).

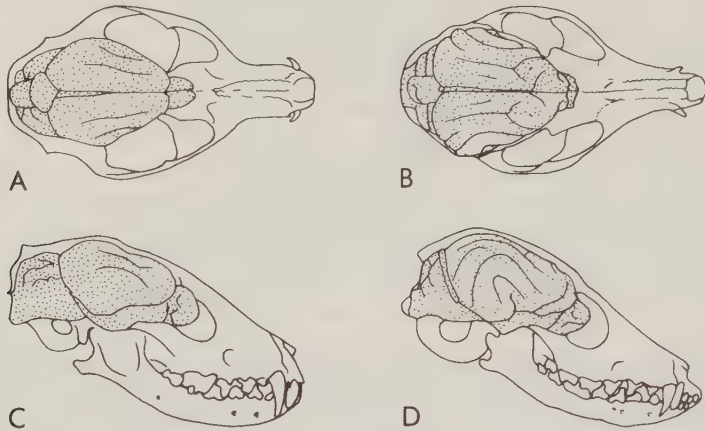


Abb. 422. Evolution des Gehirns, speziell Entfaltung der Endhirnhemisphären bei Säugtieren, dargestellt für einen fossilen und einen rezenten Caninen. Gehirn bzw. Endocranialausguß: punktiert. *Hesperocyon* (links) lebte vor 30 Millionen Jahren im Oligozän, der Wüstenfuchs, *Fennecus* (rechts), ist ein rezenter Fuchsverwandter in Nordafrika. (Nach RADINSKY)

An den Großhirnhemisphären der Säuger, speziell beim Menschen, unterscheiden wir meist vier Lappen, Frontal-, Parietal-, Occipital- und Temporallappen. Diese Termini haben jedoch im wesentlichen eine topographische Bedeutung und sind mit bestimmten strukturellen und funktionellen Einheiten nicht völlig identisch. Die Furchen sind im allgemeinen keine Grenzen bestimmter Rindengebiete. Die Großhirnrinde besitzt einen komplizierten, aber typischen Aufbau. Der Neocortex besteht bei den Placentalia (zumindest in der embryonalen Anlage) aus sechs regelhaft angeordneten Zellschichten mit dazwischenliegenden Faserzügen, im Palaeo- und im Archicortex sind dagegen nur zwei bis vier Zellschichten vorhanden. Die Zahl der Nervenzellen im Neocortex großer Säugergehirne wird auf einige Milliarden geschätzt (beim Menschen etwa 16,5 Milliarden in beiden Hemisphären). Die weiße Substanz, das Großhirnmark, besteht einerseits aus auf- und absteigenden Faserbahnen, die Großhirnrinde und Kerngebiete des Hirnstammes bzw. des Rückenmarks verbinden und Projektionsbahnen bilden, andererseits aus Fasern der Assoziationsbahnen und der Kommissurensysteme, die Rindengebiete der gleichen Hemisphäre bzw. korrespondierende Rindenareale beider Hemisphären miteinander verknüpfen. Die Commissura anterior (Abb. 416, S. 515) ist ein alter Besitz aller Wirbeltiere. Sie liegt in der Vorderwand des dritten Ventrikels, in der Lamina terminalis, und verbindet bestimmte Abschnitte des Riechhirns (und bei den Säugern basale Abschnitte beider Temporallappen) miteinander. Der Balken, Corpus callosum (Abb.

408 B, S. 508), hat sich bei den plazentalen Säugetieren zu einem mächtigen Kommissurensystem entwickelt, das mithilft, daß beide Großhirnhemisphären an den höheren Funktionen von Gedächtnis und Lernen teilhaben. In der *Commissura hippocampi*, einem stammesgeschichtlich alten Kommissurensystem, kreuzen Fasern (Fornixfasern) aus der Hippocampusformation der medialen Hemisphärenwand.

Das komplizierte Fasersystem des Cortex verbindet, wie wir gesehen haben, alle Teile der Rinde miteinander. Man könnte vermuten, daß die graue Substanz der Großhirnrinde im wesentlichen eine Einheit darstelle, die grundsätzlich in allen Teilen zu gleicher cerebraler Tätigkeit befähigt sei. Experimente an Labortieren und Untersuchungen der Folgen von Erkrankungen oder Verletzungen menschlicher Gehirne

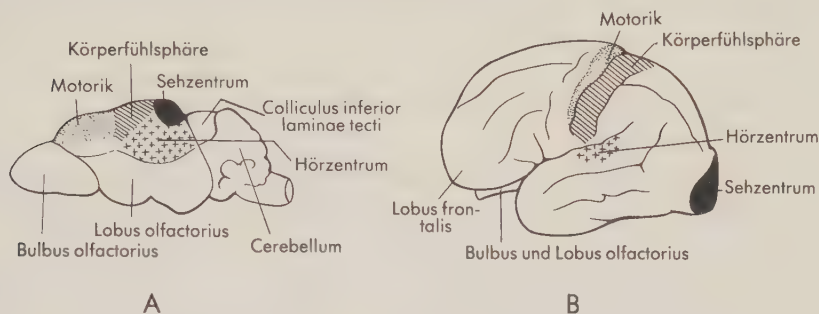


Abb. 423. Seitenansicht A des Gehirns einer Spitzmaus, B des Großhirns des Menschen. Rindenareale markiert.

zeigen, daß dies zwar bis zu einem gewissen Grade zutrifft. Gleichzeitig läßt sich jedoch nachweisen, daß bestimmte Rindenbezirke normalerweise mit bestimmten Funktionen betraut sind (Abb. 423). Im vorderen Bereich des Neopalliums (bei den Primaten im Gyrus praecentralis des Lobus frontalis) liegt ein motorisches Zentrum. Die caudal anschließende Rindenregion ist mit der Sinneswahrnehmung verknüpft. Besondere Gebiete sind für Aufnahme und assoziative Verarbeitung der Erregungen von Auge und Ohr zuständig; in einem sensiblen Areal (Körperfühlsphäre) sind Bezirke für die Projektion von Erregungen der Haut- und der Tiefensensibilität (propriozeptive Erregungen) aus den verschiedenen Körperabschnitten vorhanden, die eine bestimmte topographische Zuordnung zur Peripherie aufweisen. Dennoch finden wir (vor allem beim Menschen), daß diese spezifischen Funktionsgebiete des Neopalliums nur einen verhältnismäßig kleinen Teil der Oberfläche ausmachen. Zwischen ihnen breiten sich große „weiße Zonen“ der Hirnrinde aus, unter denen ein Gebiet, das den größten Teil des Stirnhirns einnimmt, besonders auffällt. Augenscheinlich sind diese Areale jedoch keine „stummen Zonen“. Sie werden mit Recht als Assoziationszentrum der höchsten und generalisiertesten Form angesehen, in denen solch hohe cerebrale Funktionen wie Lernfähigkeit, Initiative, Voraussicht und Urteilskraft lokalisiert sind.

Man könnte annehmen, daß die Größe der Endhirnhemisphären einen Indikator für die zentralnervöse Leistungsfähigkeit eines Säugetieres darstellt. Diese Vorstellung ist mit gewissen Einschränkungen richtig. Bei zwei Gehirnen gleicher Größe besitzt das gefurchte (*gyrencephale*) Gehirn mehr graue Substanz, d. h. mehr Rindenneurone als das Gehirn mit glatter Hemisphärenoberfläche (*lissencephales* Gehirn). Die Flächenausdehnung der Großhirnrinde und damit bis zu einem gewissen Grade auch das Gewicht des Gehirns werden bestimmt durch einerseits die Masse des Körpers (von einer größeren Körperoberfläche kommen z. B. mehr sensible Erregungen, und zu

vermehrter Muskelmasse müssen mehr motorische Impulse entsandt werden) und andererseits durch die Organisationshöhe des Gehirns (*Cerebralisationsgrad*). Die Größendifferenz der Gehirne bei unterschiedlich schweren Tieren eines Verwandtschaftskreises mit gleicher Organisationshöhe ist jedoch nicht direkt proportional der Differenz der Körpergewichte. Die schwereren Formen haben nur ein absolut schwereres, bezogen auf das Körpergewicht aber ein relativ leichteres Gehirn (negative Allometrie, s. S. 17). Beim Menschen überlagern sich die beiden Faktoren Organisationshöhe und Körpergröße. Dadurch läßt sich bis zu einem gewissen Grade verstehen, weshalb einerseits das Verhältnis Hirngewicht : Körpergewicht beim Menschen und der Maus etwa 1:40, bei südamerikanischen Affen 1:15 bis 1:20 beträgt und andererseits ein mit 5800 kg Körpergewicht etwa 80mal schwererer Blauwal (*Balaenoptera musculus*) nur ein etwa fünfmal schwereres Gehirn (6800 g) besitzt als der Mensch (Hirngewicht etwa 1300–1400 g).

Zusammenfassung einiger Charakteristika des Vertebratengehirns

Nachfolgend seien einige der wichtigsten Kennzeichen der Organisation des Gehirns der Wirbeltiere summarisch aufgeführt, die in diesem Kapitel in gedrängter Form beschrieben werden.

Ein großer Teil des Hirnstammes, die *Medulla oblongata*, bleibt dauernd als relativ einfach und primitiv strukturiertes Gebiet erhalten. Wir finden in ihr motorische und sensible Zellsäulen, Kerngebiete und Zentren, die jenen des Rückenmarks mehr oder

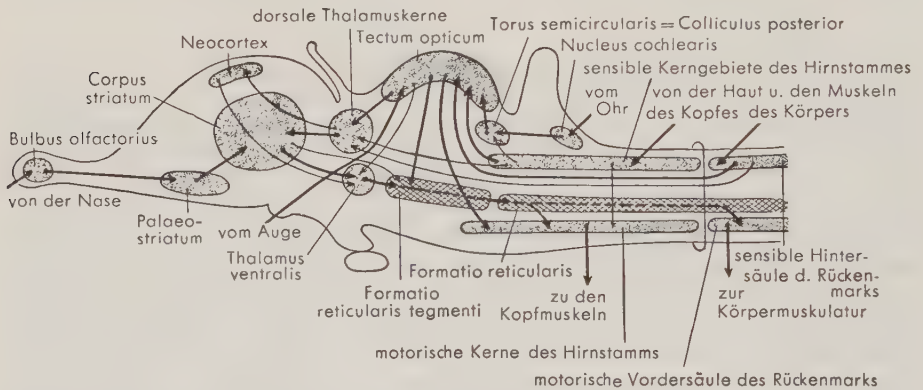


Abb. 424. Zentren des Gehirns und ihrer Faserverknüpfung bei einem Reptil. Das Tectum spielt eine beherrschende Rolle; das Corpus striatum (Basalkerne) ist als Korrelationszentrum von einiger Wichtigkeit, der Neocortex (Neopallium) dagegen von geringer Bedeutung. Die Formatio reticularis des Hirnstammes (Kreuzschraffur) ist wichtig für die Weiterleitung der Impulse zu den Kernen des Hirnstammes und des Rückenmarks. In der schematisierten und vereinfachten Darstellung ist nur eine begrenzte Zahl der Faserbahnen zwischen den somatischen Rezeptoren und Effektoren dargestellt; die visceralen Zentren und Faserbahnen sind ebenso wie die Kleinhirnverbindungen (s. Abb. 413, S. 511) nicht eingezeichnet.

weniger vergleichbar sind. Die Evolution des Gehirns betraf vornehmlich die Entwicklung höherer Zentren oberhalb und vor der *Medulla oblongata*. Die am stärksten hervortretenden sekundären Zentren sind dorsale Differenzierungen der oberflächlichen grauen Substanz, die in Gebieten entstanden sind, die mit drei besonderen Sinnesorganen verknüpft sind, mit den Sinnesendstellen des Innenohres (und des

Lateralissystems), des Auges und mit dem Geruchsorgan. In solchen sekundären Zentren werden sensible Erregungen gesammelt und integriert, und die daraus resultierenden motorischen Impulse werden zu den motorischen Zentren des Hirnstammes und des Rückenmarks ausgesandt.

(1) Das primäre Zentrum für die Rezeption von Erregungen der Gleichgewichtsorgane und des Lateralissystems liegt im Rautenhirn. Dorsal davon entwickelt sich das Cerebellum, das keine Körperbewegungen – abgesehen von Haltungsreflexen – veranlaßt, aber dafür sorgt, daß die in anderen Zentren angeregten motorischen Direktiven in geeigneter Form ausgeführt werden. Die „Hauptinformation“, mit deren Hilfe das Cerebellum tätig wird, kommt von benachbarten Zentren des statischen Sinnes und der Seitenorgane sowie dem System der Tiefensensibilität (vor

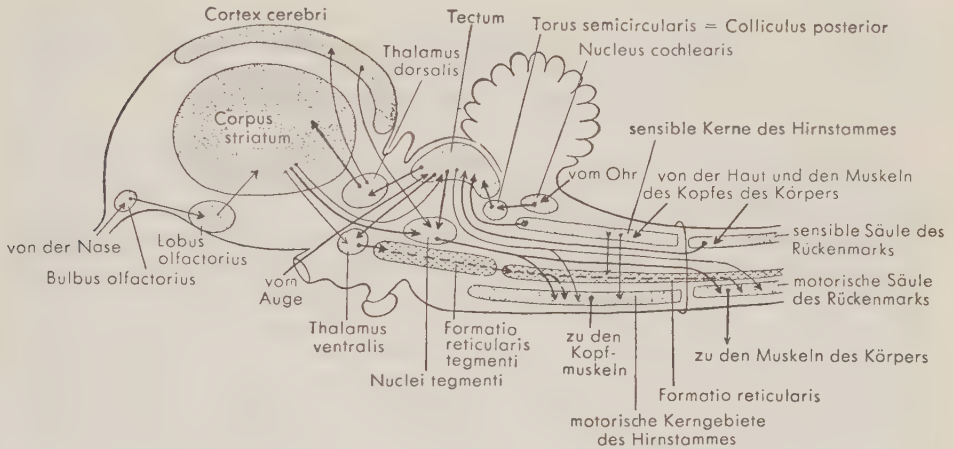


Abb. 425. Zentren und Faserbahnen eines Vogelhirns (zum Vergleich mit Abb. 424). Das Tectum ist noch von Bedeutung, das Corpus striatum jedoch in vieler Hinsicht zum beherrschenden Zentrum geworden.

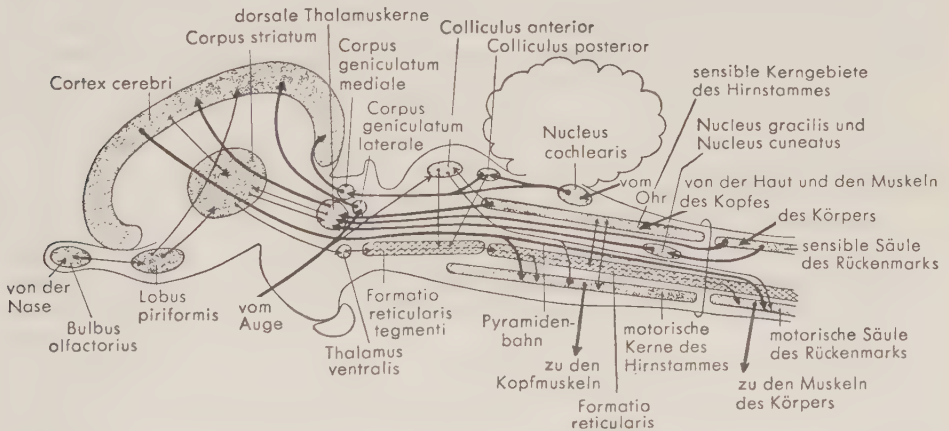


Abb. 426. Zentren und Faserbahnen eines Säugerhirns (zum Vergleich mit Abb. 424 und 425). Das Tectum ist zu einem kleinen Reflexzentrum reduziert, das Corpus striatum von relativ untergeordneter Bedeutung. Die meisten sensiblen Erregungen werden „aufwärts“ zur Großhirnrinde weitergeleitet, von wo eine direkte motorische Faserbahn (Pyramidenbahn) zu den motorischen Zentren des Hirnstammes und des Rückenmarks verläuft.

allem propriozeptive Erregungen aus Muskeln und Sehnen, ferner vom Gelenksinn). Bei den Säugern wurden direkte Verbindungen zwischen den Großhirnhemisphären und dem Cerebellum entwickelt (Abb. 413, S. 511). Die efferenten Kleinhirnfasern führen die Erregungen größtenteils zu Kernen des extrapyramidalen Systems im Rautenhirn, und von dort gelangen sie zu den motorischen Kernen des Rautenhirns und des Rückenmarks.

(2) Bei niederen Vertebraten liegen die Hauptzentren, welche die nervöse Tätigkeit beherrschen, im Hirnstamm: (a) Ein großes Koordinations- und Anregungszentrum der motorischen Aktivität ist im Tectum errichtet (Abb. 424); das Tectum, eine dorsale Differenzierung im vorderen Bereich des Rautenhirns, ist primär ein Sehzentrum, doch werden ihm somatosensible Erregungen aller Art zugeleitet. Vom Tectum gehen Anweisungen an die motorischen Zentren und Säulen. In der aufsteigenden Wirbeltierreihe beobachten wir, daß das Tectum mit den Endhirnhemisphären rivalisiert und schließlich von ihnen an Bedeutung übertroffen wird. Bei den Säugern spielt es eine relativ geringe Rolle. (b) Das Tectum ist ein somatisches Zentrum. Entsprechende Zentren für die Viscerosensibilität und die visceromotorischen Antworten sind im Hypothalamus eingerichtet.

(3) Bei höheren Vertebraten sind die Endhirnhemisphären, die ursprünglich im wesentlichen ein Zentrum für die Riechempfindung darstellen, mehr und mehr zu wichtigen Assoziationszentren geworden. (a) Das erste Areal des Endhirns, das in der Phylogenese Bedeutung gewinnt, sind die Basalkerne, das Corpus striatum, dem bei allen Amnioten Faserzüge vom Thalamus somatosensible Erregungen zuleiten und von dem Fasern zu den Kerngebieten des Rautenhirns und weiter zu den motorischen Säulen absteigen, die motorische Impulse vermitteln. Bei den Reptilien rivalisiert das Corpus striatum mit dem älteren Tectum an Bedeutung, bei den Vögeln wird es, zusammen mit dem neu entstandenen Hyperstriatum, zum dominierenden Zentrum (Abb. 425). (b) Bei den Säugern jedoch verläuft die Entwicklung in einer ganz anderen Richtung (Abb. 426). In der Hirnrinde entsteht ein neues, stark ausgedehntes Korrelations- und Assoziationszentrum, das Neopallium. Es übernimmt den größeren Teil der höheren Funktionen, die einmal im Tectum oder in den Basalkernen konzentriert waren, gewinnt eine vollständige Übersicht über die eingehenden somatosensiblen (und bis zu einem gewissen Grade auch über die viscerosensiblen) Meldungen durch Projektionsbahnen vom Thalamus und entwickelt eine direkte motorische Bahn, die Pyramidenbahn, zu den motorischen Kerngebieten des Hirnstammes und zu den motorischen Zellsäulen des Rückenmarks.

17 Endokrine Drüsen

Im vorigen Kapitel haben wir – als Leistung des Nervensystems – eine außerordentlich komplizierte, aber höchst wirksame Methode kennengelernt, die vielfältigen Funktionen des Organismus durch „Botschaften“, die an ganz bestimmte Bauteile des Körpers gerichtet und von diesen empfangen werden, schnell und präzise zu koordinieren. Wir wollen in diesem Kapitel ein zweites Integrationssystem betrachten, bei dem chemische „Botenstoffe“, die *Hormone*, die von *endokrinen* (inkretorischen) *Drüsen* abgegeben werden, Mitteilung und Auftrag auf dem Blutweg übermitteln. Die endokrinen Drüsen besitzen keine Ausführungsgänge, sondern geben die Inkrete unmittelbar in das Kapillarsystem ab. Diese Methode der Nachrichten- und Befehlsübertragung ist natürlich langsamer als die Zuleitung eines Nervenimpulses, und – ganz im Gegensatz zu dem im Nervensystem möglichen „Punktfeuer“ – wirken die Hormone breit streuend über den ganzen Körper auf eine Vielfalt von Organen und Geweben. Aber trotz dieser scheinbaren Nachteile und der Unbestimmtheit der hormonalen Transmission sind viele dieser Hormone nicht nur wichtig, sondern für das Weiterleben eines Organismus sogar unabdingbar.

Zum besseren Überblick sind in diesem Kapitel Angaben über alle bekannten Hormonbildungsstätten des Körpers zusammengestellt, obwohl sie kein geschlossenes Organsystem bilden, sondern hier und dort über den Körper verstreut sind – in einigen Fällen buchstäblich von vorn bis hinten – und aus den verschiedensten Quellen hervorgehen. Die Situation ist in gewissen Fällen ähnlich den Verhältnissen bei den blutbildenden Organen. Wie es keinen Unterschied bedeutet, in welchem Teil des Körpers die Blutkörperchen entstehen, so ist es auch ohne Belang, in welchem Körperabschnitt die Hormone bereitet werden, solange sie irgendwie in den Blutkreislauf kommen und auf diese Weise im ganzen Körper verteilt werden können.

Neurales und hormonales Nachrichtensystem sind, wenn auch verschieden, so doch keineswegs unabhängig voneinander. Hormone können direkt oder indirekt nachhaltig auf das Nervensystem einwirken. Demgegenüber wird die Leitstelle des endokrinen Systems, die Hypophyse, von dem angrenzenden Hypothalamus beeinflusst, und die sogenannten Hypophysenhinterlappenhormone werden sogar in sekretorischen Neuronen bestimmter Hypothalamuskern gebildet. Das Nebennierenmark schließlich wird – obwohl es eine endokrine Drüse ist – aus modifizierten Nervenzellen aufgebaut.

Welches Regulationssystem ist nun phylogenetisch älter, das Nervensystem oder die endokrinen Organe? Auf diese Frage läßt sich keine eindeutige Antwort geben. Wahrscheinlich haben sich beide Systeme zur gleichen Zeit entwickelt. Ein einfach gestaltetes Nervensystem ist bei den meisten primitiven Metazoen vorhanden. Hormondrüsen sind von zahlreichen Evertebraten bekannt und warten zweifelsohne bei einer noch größeren Zahl von Wirbellosen auf ihre Entdeckung.

Hypophyse

Am Boden des Zwischenhirns liegt ein kleines, aber höchst bedeutungsvolles Organ, die „Führungsdrüse“ des endokrinen Systems, die *Hypophyse* oder Hirnanhangsdrüse (Abb. 229, S.302; 404–408, S.505–508; 427, 430). Bei den meisten Vertebraten erscheint die Hypophyse (auf den ersten Blick) als ein einheitliches, kompaktes Organ, das in eine Vertiefung der Schädelbasis, in die *Sella turcica*, eingesenkt ist. In Wirklichkeit ist diese Drüse jedoch eine Doppelbildung, deren beide Anteile sich

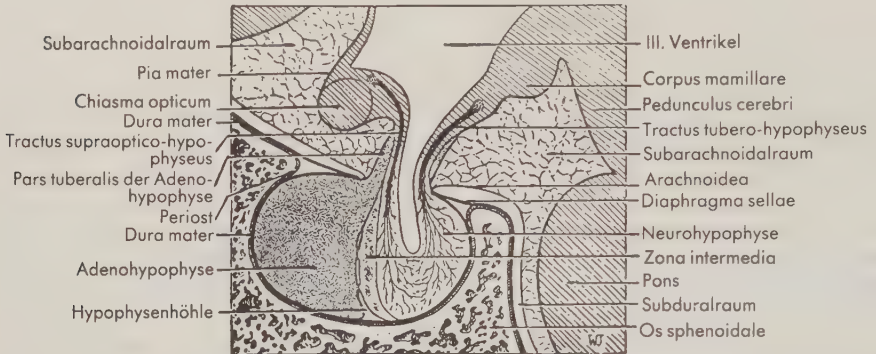


Abb. 427. Mediansagittalschnitt durch die menschliche Hypophyse und die angrenzenden Strukturen der Hirnbasis. (Aus TURNER, General Endocrinology)

hinsichtlich ihrer Genese und ihrer Funktion deutlich unterscheiden (Abb. 428). Die Lage der Hirnanhangsdrüse am Boden des Hypothalamus ist bedeutungsvoll, denn die Produktion der Hypophysenhormone wird durch diesen Hirnabschnitt erheblich beeinflusst. Die sog. „Hinterlappenhormone“ werden sogar, wie wir noch sehen werden, von Nervenzellen des Hypothalamus abgesondert.

Am Boden des Zwischenhirns bildet sich in der Ontogenese ein fingerförmiger, hohler Zapfen, das Infundibulum, dessen Lumen (Recessus infundibuli) eine Fortsetzung des dritten Ventrikels darstellt. Vom embryonalen Munddach schiebt sich im ektodermalen Bereich dicht vor der Rachenmembran eine Hypophysentasche, *Rathkesche Tasche*, gegen das Zwischenhirn aufwärts. Ihr Lumen verschwindet gewöhnlich im Adultstadium, bleibt jedoch bei einigen wenigen Fischen, vor allem bei den Cyclostomen, ganz oder größtenteils erhalten. Aus beiden embryonalen Anlagen proliferiert Zellmaterial, das jeweils einen Teil der adulten Hypophyse aufbaut.

Die Einteilung der Hypophyse in Unterabschnitte kann nach verschiedenen Gesichtspunkten und dementsprechend in verschiedenen Terminologien erfolgen. Bei der genetischen Gliederung, die wir für unsere Darstellung bevorzugen, unterscheidet man **zwei Anteile**: die von der Hypophysentasche abstammende **Adenohypophyse** und die vom Zwischenhirn gebildete **Neurohypophyse**. Den Hauptteil der Adenohypophyse – ja sogar der ganzen Hirnanhangsdrüse – macht die **Pars distalis** (= **Lobus anterior** = **Hypophysenvorderlappen**) aus. Zusätzlich können an der Adenohypophyse, vor allem bei Säugetieren, eine **Pars tuberalis** (**Trichterlappen**) und eine **Pars intermedia** (= **Zona intermedia** = **Zwischenlappen**) unterschieden werden. Die Pars tuberalis liegt sich dem **Hypophysenstiel** an, der den Hauptteil der Neurohypophyse, den **Lobus posterior** (= **Hypophysenhinterlappen**) mit dem Infundibulum verbindet. Die Pars intermedia ist aus der Hinterwand der Hypophysentasche hervorgegangen und grenzt an den Lobus posterior. Auf die engen Beziehungen der Neurohypophyse

zu bestimmten Hypothalamuskernen haben wir bereits hingewiesen (s. S. 527), und funktionell kann man diesen Teil des Hypothalamus ebenfalls zur Hypophyse rechnen.

Die Adenohypophyse besteht aus Gruppen und Strängen inkretbildender Epithelzellen, die von einem Maschenwerk von Sinuskapillaren umspinnen und in ein Gitterwerk argyrophiler und kollagener Fasern eingehüllt werden. Mit Hilfe spezifischer Färbungen lassen sich im Parenchym des Vorderlappens, in geringerem Maße auch des Zwischenlappens (bei den Säugern) eine Reihe verschiedenartiger Zelltypen

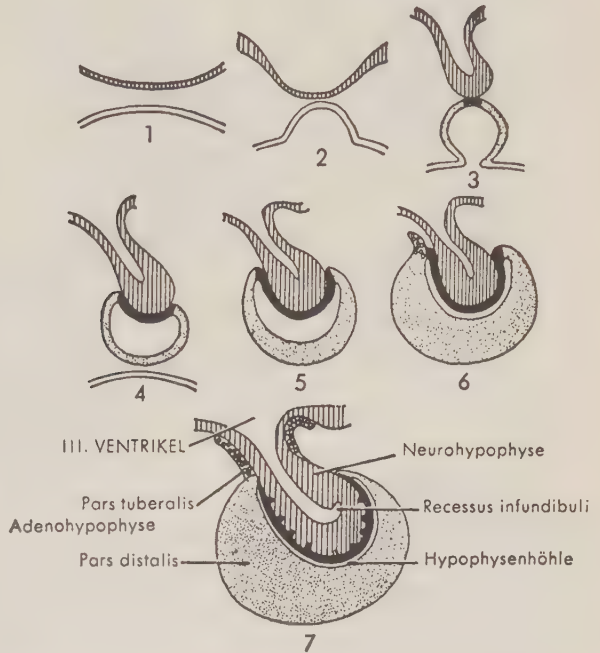


Abb. 428. Entwicklung der menschlichen Hypophyse aus der Anlage der Neurohypophyse am Boden des Zwischenhirns (schraffiert) und der Anlage der Adenohypophyse (Rathkesche Tasche). Pars intermedia schwarz. Nur die Neurohypophyse entsteht aus neuralem Gewebe, die drei anderen Abschnitte der Hypophyse, die zusammen die Adenohypophyse bilden, stammen aus dem Epithel des Munddaches. (Nach TURNER)

unterscheiden, denen z. T. die Bildung bestimmter Hormone zugeschrieben werden kann. In der Pars tuberalis, sofern vorhanden, scheint die sekretorische Aktivität gering. Ganz anders ist die Situation in der **Neurohypophyse**. Sie stellt lediglich eine Speicherstelle für Hormone dar, die von kleinen, sich hier verzweigenden Blutgefäßen aufgenommen werden. Die sternförmigen *Pituizyten*, die ursprünglich für Hormonbildner gehalten wurden, entsprechen den Gliazellen in anderen Abschnitten des Zentralnervensystems und sind möglicherweise modifizierte Astrozyten. Ihre Bedeutung für die Ausschwemmung der Sekrete ist noch unbekannt. Sicher ist jedoch, daß die „Hinterlappenhormone“ nicht in der Neurohypophyse, sondern in Nervenzellen des Hypothalamus gebildet und an den Endaufzweigungen ihrer Neurite im Hypophysenhinterlappen freigesetzt werden. Das Neurosekret entsteht in bestimmten Hypothalamuskernen, dem *Nucleus preopticus* der niederen Vertebraten bzw. dem *Nucleus supraopticus* und *Nucleus paraventricularis* der Sauropsiden und Säugetiere, wird über die Fortsätze dieser Zellen im *Tractus hypothalamohypophyseus* in die Neurohypophyse transportiert und bei Bedarf in die Blutkapillaren abgegeben.

Gegenüber dieser Beschreibung der Hypophyse, die sich im wesentlichen auf die Befunde bei typischen Säugetieren stützt, zeigen einige niedrigere Vertebraten recht erhebliche Abweichungen (Abb. 430). Beim Neunauge ist z. B. keine scharf abgegrenzte Neurohypophyse ausgebildet, ihr Homologon ist einfach eine Gewebeplatte

am Boden des Zwischenhirns. Die Adenohypophyse wird durch Zellnester repräsentiert, die in der dorsalen Wand des Hypophysenganges liegen, der vom Nasenschlauch ausgeht und unter dem Gehirn caudalwärts führt (Abb. 253 B, S. 323). Bei den Knorpelfischen sind Infundibulum und Neurohypophyse deutlich voneinander zu trennen. Hier und bei allen höheren Wirbeltieren ist die Hypophysentasche geschlossen⁴¹, und aus ihrem Zellmaterial ist eine gut ausgebildete Adenohypophyse hervorge-

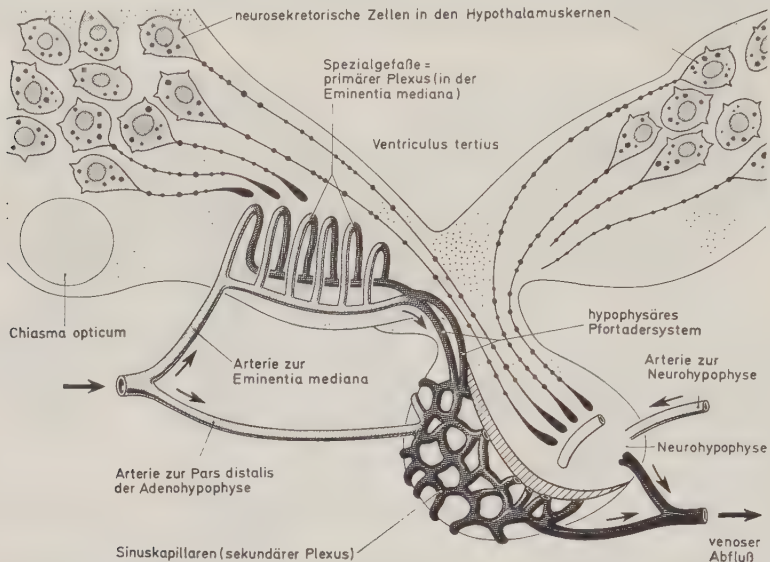


Abb. 429. Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Hypothalamus und Hypophyse. Zellen in bestimmten Hypothalamuskernen bilden Neurosekret, das die Hypothalamushormone enthält, die in den Neuriten dieser Zellen in die Neurohypophyse wandern und dort als sogenannte Hinterlappenhormone in die Blutgefäße abgegeben werden. Andere Zellen geben Neurosekret in die Eminentia mediana am Zwischenhirnboden ab. Es wird durch die Spezialgefäße (primärer Plexus des hypophysären Pfortadersystems) aufgenommen und den Sinuskapillaren in der Pars distalis der Adenohypophyse zugeleitet, wo es die Hormonbildung anregen kann. (Aus TURNER, General Endocrinology)

gangen. Bei Haien und Strahlflossern ist die Unterfläche der Neurohypophyse unregelmäßig gestaltet, und fingerförmige Fortsätze können sich in die Adenohypophyse einsenken. Beide Anteile der Hypophyse sind jedoch durch einen Gefäße führenden Spaltraum deutlich getrennt.

Wie erwartet, finden wir bei den Lungenfischen Verhältnisse, die an die Situation bei den Vorfahren der Landwirbeltiere anschließen. Im Gegensatz zu Knorpelfischen und Actinopterygiern kompliziert kein Saccus vasculosus das Bild. Die Neurohypophyse ist ziemlich platt und nur an ihrem Hinterende etwas verdickt. Der deutliche Spalt zwischen den beiden Hauptteilen der Hypophyse ist weitgehend verschwunden. Ein der Pars intermedia der Säugerhypophyse vergleichbarer Abschnitt hat sich dem hinteren Umfang der Neurohypophyse eng angelegt und wird von dem als Pars distalis interpretierbaren Teil der Adenohypophyse durch einen Spaltraum getrennt. Die Hypophyse der Amphibien ist ähnlich gebaut, die Neurohypophyse jedoch besser abgrenzbar, und ein Hypophysen-Pfortadersystem (s. unten) beginnt sich

⁴¹ Unter den rezenten Fischen ist die Hypophysentasche bei *Latimeria* und *Polypterus* offen, und Fossilfunde deuten darauf hin, daß dies auch bei einer Anzahl paläozoischer Fische der Fall war.

ENDOKRINE ORGANE

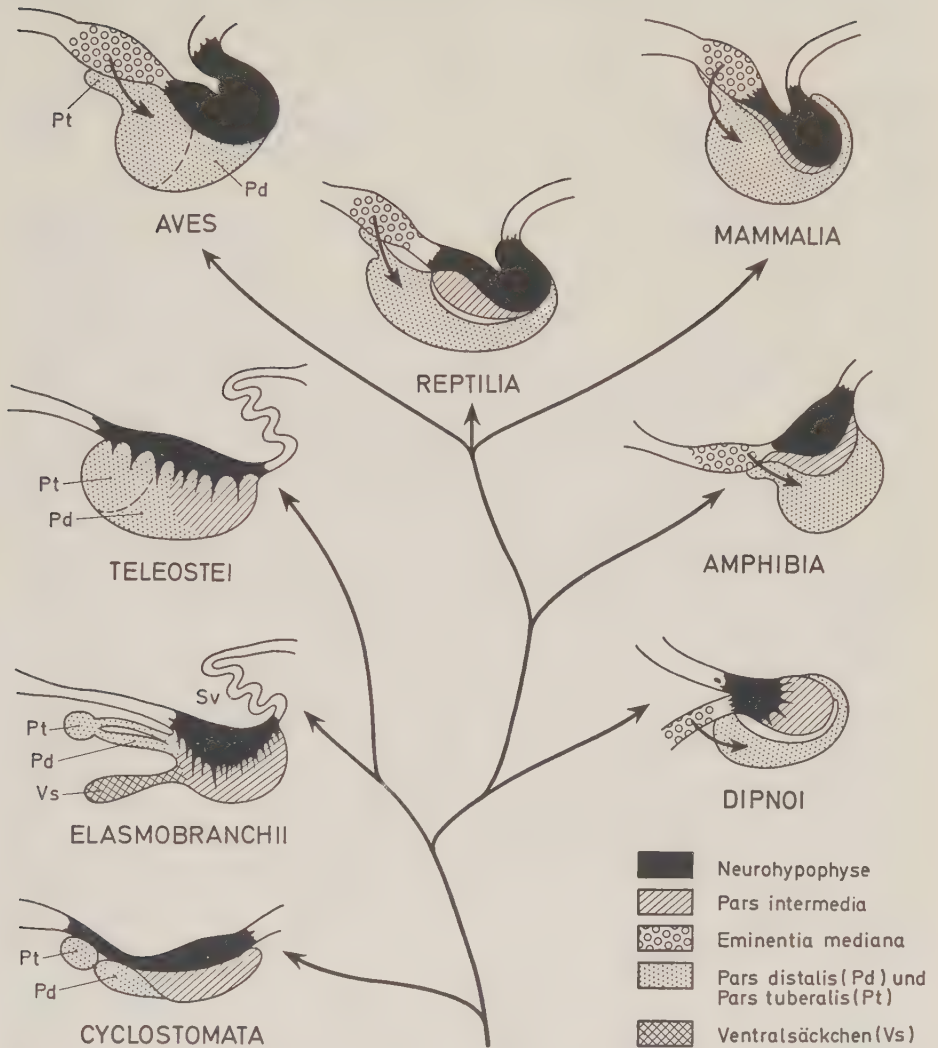


Abb. 430. Schematische Darstellung der wahrscheinlichen evolutiven Veränderungen in der Vertebratenhypophyse. Die von der Eminentia mediana zur Pars distalis ziehenden Pfeile deuten das hypophysäre Pfortadersystem an. Abk.: Sv Saccus vasculosus; Vs Ventralsäckchen der Hypophyse der Elasmobranchii. (Aus TURNER, General Endocrinology)

auszubilden. Bei den Reptilien ist die Neurohypophyse etwas vergrößert, erreicht jedoch erst bei den Säugetieren eine kompakte Struktur und eine mehr oder weniger kugelige Gestalt. Die Ausbildung einer eigenständigen Pars intermedia variiert bei Amphibien und Reptilien. Sie fehlt bei den Vögeln und ist selbst unter den Säugetieren bei Insectivoren, Edentaten und Carnivoren nicht eindeutig abgegrenzt.

Die Hypophyse, speziell die Adenohypophyse, wird in starkem Maße von anderen endokrinen Organen beeinflusst. Dies ist leicht verständlich, werden doch die beiden

Hauptabschnitte der Drüse von Zweigen aus dem Gefäßsystem der A. carotis interna und die Hypothalamuskern, die das Neurosekret produzieren, aus intrakraniellen Gefäßästen versorgt. Zusätzlich jedoch unterliegt die Adenohypophyse in starkem Maße und auf besondere Weise auch dem Einfluß des Gehirns. Bei Fischen dringen Nervenfasern aus der Neurohypophyse bis zur Pars intermedia vor, doch gibt es bei keinem Vertebraten nennenswerte Hinweise dafür, daß Nervenfasern in den Hypophysenvorderlappen eindringen, wo nahezu alle Hormone gebildet werden (ausgenommen einige anscheinend vegetative Fasern zu den Blutgefäßen). Wie kann unter diesen Umständen das Gehirn auf die Adenohypophyse einwirken?

Der Einfluß erfolgt, wie wir annehmen, auf indirektem Wege über ein eigenartiges, lokales Pfortadersystem (Abb. 429), das von feinen Blutgefäßen gebildet wird. Einige Gefäße, die der Adenohypophyse sauerstoffreiches Blut zuführen, verlaufen dicht am oder durch den Boden des Zwischenhirns, rostral vom Infundibulum. Neurosekretorische Bahnen zur Neurohypophyse ziehen durch das gleiche Areal, das sich – vor allem bei Säugetieren – als leichte Vorwölbung an der basalen Fläche des Zwischenhirns, *Eminentia mediana*, abheben kann. Bei Lungenfischen, zumindest bei einigen anderen Fischen und bei allen Tetrapoden treten Gefäße, die der Adenohypophyse Blut zuführen, in die *Eminentia mediana* und splitteln sich in Kapillaren auf. Aus diesen Kapillarnäue, den sog. *Spezialgefäßen*, sammelt sich das Blut wieder in einer Gruppe kleiner Portalvenen, die in den Hypophysenvorderlappen eindringen. Es wird angenommen, daß das Blut in der *Eminentia mediana* neurohumorale Substanzen aufnimmt, die als Boten des Gehirns der Drüse „Informationen“ liefern. Dies scheint ein seltsamer Umweg, um eine so wichtige Aufgabe erfolgreich durchzuführen, jedoch wurde bisher keine andere wirksame Methode bekannt oder auch nur vermutet.

Von besonderem Interesse sind die Versuche, Vorstufen oder Vorgänger der Hypophyse bzw. ihrer beiden Anteile bei niederen Chordaten aufzufinden. Amphioxus weist eine Zellgruppe am Munddach und am Boden des (dorsal davon gelegenen Abschnittes des) Neuralrohres auf, die man mit Hypophysentasche und Infundibulum verglichen hat. Jedoch ist die Homologie sehr unsicher. Bei adulten Tunicaten ist eine *Neuraldrüse* (Abb. 6, S.28) vorhanden, die in gewisser Hinsicht an eine Hypophyse erinnert. Die Drüse mündet an der „Dorsalseite“ der Mundhöhle unmittelbar vor dem Eingang in den Kiemendarm und liegt dem Ganglion eng benachbart, das in dem einfachen Nervensystem der adulten Tunicaten die einzige Andeutung des Gehirns darstellt. Aufgrund der Lagebeziehungen könnte die Drüse sehr wohl als Vorläufer einer Hypophyse angesehen werden, doch fehlt zur Zeit noch jeder sichere Hinweis, daß sie inkretorisch tätig sei.

Bisher sind neun oder zehn Hormone bekannt, die von der Hypophyse gebildet werden. Von einigen weiteren Hormonen wurde oder wird vermutet, daß sie in der Hypophyse vorkommen. Die weitaus meisten Untersuchungen über die Hypophysenhormone wurden an Säugetieren durchgeführt, doch konnte ein großer Teil der dort gefundenen Hormone in allen Klassen der Wirbeltiere nachgewiesen werden (obwohl z. B. die „Hinterlappenhormone“ bei Elasmobranchiern nur schwach darstellbar sind und die Situation bei den Cyclostomen noch weiterer Klärung bedarf). Die meisten Hypophysenhormone werden von der Adenohypophyse, speziell vom Hypophysenvorderlappen, gebildet. Chemisch sind sie allesamt Proteine oder Polypeptide. Nachfolgend seien diese Hormone aufgezählt und kurz beschrieben:

Das Wachstumshormon oder Somatotropin (STH) hat einen weitreichenden Einfluß auf das Wachstum und den Stoffwechsel im allgemeinen. Es beeinflußt besonders das Wachstum des Skelets und der Muskulatur, den Fett- und den Kohlenhydratstoffwechsel sowie die Proteinsynthese. Ferner verstärkt es die Wirkung anderer Hormone auf die Tätigkeit der Schilddrüse, der Nebenniere und der Fortpflanzungsorgane.

Das **adrenocorticotrope Hormon (ACTH)** ist von lebensnotwendiger Bedeutung für die inkretorische Aktivität der Nebennierenrinde und nimmt auch noch auf andere Weise Einfluß auf das Stoffwechselgeschehen.

Das **thyreotrope Hormon (TSH)** vermittelt der Glandula thyreoidea wesentliche Impulse zur Bildung und Abgabe der Schilddrüsenhormone.

Das **Prolactin (LTH)** entfaltet seine Wirkung vornehmlich auf die Geschlechtsorgane (im weitesten Sinne) und deren Tätigkeit. Es wird daher mit den beiden nachfolgend genannten Hormonen zur Gruppe der **Gonadotropine** zusammengefaßt. Diese Hormone sind am besten bekannt bei den Säugetieren und haben ihre Namen von den dort beobachteten Wirkungen erhalten. Augenscheinlich sind sie jedoch auch bei niederen Vertebraten von Bedeutung (wobei die Cyclostomen eine teilweise Ausnahme bilden). Prolactin regt die Milchsekretion an, es verlängert bei einigen Säugetieren die Funktionsphase des Corpus luteum (und führt damit zu einer Fortdauer der Progesteronsekretion, s. S. 542). Über die Wirkungen des Prolactins bei anderen Wirbeltierklassen wissen wir noch wenig Konkretes. Den Kropf der Tauben regt es zur Absonderung eines milchigen Sekrets, der sogenannten Kropfmilch, an. Bei einigen Urodelen veranlaßt es die Tiere, zum Zwecke der Fortpflanzung das Wasser aufzusuchen. Bei den Fischen scheint es an der Osmoregulation beteiligt, dient als „Wachstumshormon“ oder beeinflusst die Regulation der Pigmentierung. Prolactinbildende Zellen scheinen im vordersten Teil der Pars distalis (Pars tuberalis) der Tuberose in der Überzahl.

Das **Luteinisierungshormon** oder **Zwischenzellenstimulierungshormon (LH)** oder **ICSH** induziert die Reifung der Gonaden und die Produktion der Geschlechtshormone (s. S. 541–543), veranlaßt die Bildung der Corpora lutea und damit die Progesteronsekretion im Ovar. Beim Manne stimuliert es die Zwischenzellen (Leydigschen Zellen) des Hodens und veranlaßt somit die Bildung der männlichen Sexualhormone und die Reifung der Spermien.

Das **follikelstimulierende Hormon (FSH)** regt das Wachstum der Ovarialfollikel an und fördert – gemeinsam mit dem Luteinisierungshormon – die Östrogensekretion und die Ovulation, beim männlichen Tier die Spermiogenese.

Das **Intermedin** oder **Melanophorenstimulierungshormon (MSH)**, ein Polypeptid, veranlaßt die Ausbreitung der Pigmentgranula in den Melanophoren, aggregiert die Kristalle in den Guanophoren und läßt die Haut dunkler werden. Im Gegensatz zu den zuvor genannten Hormonen wird das Intermedin (wie der Name angibt) von der Pars intermedia der Adenohypophyse – in mehreren Varianten – gebildet, sofern ein Zwischenlappen als abgegrenzter Drüsenteil entwickelt ist. Es hat keine eindeutig bestimmbare Wirkung bei Vögeln und Säugetieren, allerdings wurden ihm verschiedenartige Effekte auf das Gehirn zugeschrieben.

Im Gegensatz zu der reichhaltigen Palette der Hormone, die von der Adenohypophyse gebildet werden, **setzt die Neurohypophyse als Wirkstoffe eine begrenzte Zahl ähnlich aufgebauter Polypeptide frei**, vor allem **Adiuretin-Vasopressin (ADH)** und **Ocytocin (= Oxytocin)**. Beides sind Octapeptide, wobei sechs Aminosäuren übereinstimmen. Adiuretin kontrolliert Wasserabgabe und Wasserresorption in einer bei den verschiedenen Vertebraten unterschiedlichen Weise, bei Säugern durch erhöhte Wasserrückresorption im distalen Abschnitt des Nephrons. Im Experiment führt es (bei unphysiologisch hoher Dosierung) eine Blutdrucksteigerung durch Verengung der Arteriolen herbei. Ocytocin ist durch seine Wirkungen auf den weiblichen Organismus bei Säugetieren gut bekannt, wo es die Uterusmuskulatur zur Kontraktion anregt, die Entwicklung der Brustdrüse fördert und das Einschießen der Milch nach der Geburt des (oder der) Jungen herbeiführt. Es scheint jedoch, daß das Ocytocin zumindest bei gewissen anderen Wirbeltieren einen stimulierenden Einfluß auf das Sexualgeschehen, z. B. beim Laichen der Elritze, ausübt. Im Gegensatz zu der überragenden Bedeutung

der zahlreichen Hormone der Adenohypophyse kommt den sogenannten Hinterlappenhormonen eine bescheidenere Rolle im Körperhaushalt zu.

Glandulae parathyreoideae

Zu den Drüsen, die als Derivate des embryonalen Kiemendarmes bei Tetrapoden entstehen, gehören bei Säugern gewöhnlich zwei, bei anderen Tetrapoden oft drei Paar kleine *Glandulae parathyreoideae* (Epithelkörperchen, Abb. 266, S. 334; 267, S. 335). Beim adulten Tier liegen sie in variabler Position im Halsbereich. Beim

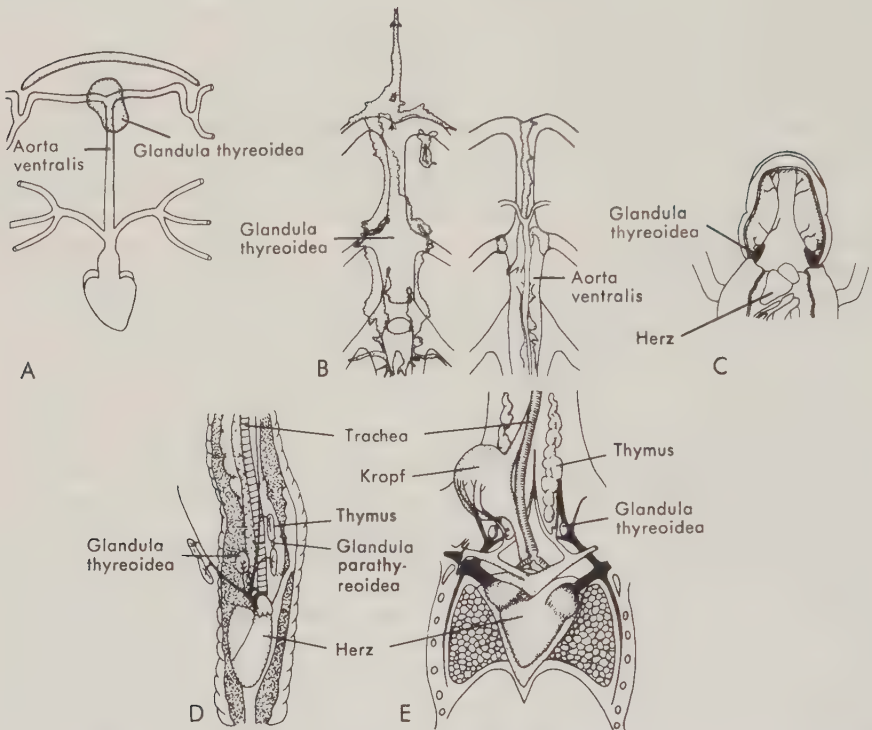


Abb. 431. Schilddrüse und Nachbarorgane bei verschiedenen Vertebraten. Ansicht von ventral, ausgenommen die rechte Zeichnung bei B, wo zusätzlich zur Ventralansicht (links) die Ansicht von dorsal abgebildet wurde. A *Raja* (Rochen); B *Salmo* (Lachs); C *Ambystoma* (Salamander); D *Natrix* (Natter); E *Gallus* (Huhn). (Nach FERGUSON, HOAR, WEICHERT, CLARK und EDE)

Menschen sind sie der Schilddrüse eng angelagert und in die äußere Kapsel des Organs eingeschlossen (daher auch der mißverständliche Name: Beischilddrüsen). Das Parenchym der Epithelkörperchen besteht aus Strängen und unregelmäßig gestalteten Gruppen von Epithelzellen, die von Bindegewebsfasern umhüllt und von einem reichen Kapillarnetz umspunnen werden (Abb. 432). Neben den an Zahl überwiegenden nicht granulierten *Hauptzellen*, die vermutlich das Inkret bilden, gibt es *oxyphile Zellen* mit acidophilen Granula im Zytoplasma.

Die lebenswichtige Bedeutung dieser kleinen inkretorischen Drüsen wurde schon vor Jahrzehnten bekannt, als man feststellte, daß bei einer teilweisen Exstirpation der menschlichen Schilddrüse unter gleichzeitiger Entfernung der Epithelkörperchen die

Patienten sterben; denn bei Ausfall des von den Glandulae parathyreoideae abgesonderten *Parathormons* kommt es zu schweren Störungen vor allem des Calciumstoffwechsels, in geringerem Maße auch des Phosphatstoffwechsels, die durch dieses Hormon gesteuert werden. Eine Unterfunktion des Organs führt zu einer Senkung des Blutcalciumspiegels (bei gleichzeitiger Hyperphosphatämie) mit unter Umständen tödlichen Krämpfen (Tetanie). Bei einer gesteigerten Hormonproduktion kommt es zu einer Erhöhung des Blutcalciumspiegels, vermehrter Calcium- und Phosphatausscheidung und zum Knochenabbau.

Bei den Fischen sind keine den Epithelkörperchen direkt vergleichbare Strukturen vorhanden. Es gibt jedoch Anhaltspunkte dafür, daß der *Ultimobranchialkörper*, der



Abb. 432. Schnitt durch die Glandula thyreoidea und eine Glandula parathyreoidea der Ratte. (Aus TURNER)

jederseits embryonal von der Wand der hintersten Schlundtasche aussproßt, bei Fischen ein teilweises Äquivalent darstellt. Diese endokrinen Drüsen (und entsprechende Zellgruppen bei den Säugetieren) bilden das Hormon *Calcitonin*, das dem Parathormon entgegengesetzt wirkt und den Blutcalciumspiegel senkt. Die bei Teleosteen im Nierenbereich gefundenen kleinen *Stanniusschen Körperchen* wurden als den Epithelkörperchen vergleichbare Gebilde angesehen. Sie sind jedoch diesen sicher nicht homolog und stammen von den Urogenitalgängen ab.

Glandula thyreoidea

Die *Glandula thyreoidea* oder *Schilddrüse* (Abb. 431; 432) ist ebenfalls ein *Derivat des Kiemendarmes*, entwickelt sich aber vom Boden des Pharynx aus (hypobranchiales Organ) und nicht wie die Epithelkörperchen und der Ultimobranchialkörper (branchiogene Organe) aus den Schlundtaschen (Abb. 267–269, S. 335–338). Bei adulten

Fischen liegt die Schilddrüse unter der Kiemenkammer, der Aorta ventralis eng benachbart, und bei den Tetrapoden im allgemeinen ventral der Luftröhre im Halsbereich. Bei vielen Vertebraten (viele Fischgruppen, bei Reptilien und Säugetieren) ist das Organ unpaar, wenn auch häufig zweilappig. Bei Teleosteen, den meisten Amphibien, bei Eidechsen und Vögeln ist es typischerweise beim adulten Individuum paarig. Bei den Teleosteen können sich rechte und linke Hälfte der Schilddrüse in kleinere Teilstücke gliedern. Bei einigen Teleosteen und in geringerem Maße auch bei Angehörigen anderer Vertebratengruppen können abgesprengte Bezirke von Schilddrüsengewebe als kleine akzessorische Schilddrüsen weit entfernt von der Hauptdrüse gefunden werden. Die Gl. thyreoidea besteht aus zahllosen kugeligen oder eiförmigen Bläschen, den *Schilddrüsenfollikeln* (Abb. 432), die von einem je nach Funktionszustand unterschiedlich hohen Epithel umgrenzt werden: Diese Epithelzellen sondern ein zunächst dünnflüssiges Sekret, *Kolloid*, in das Follikellumen ab, wo es eingedickt wird. In diesem Kolloid sind *große Mengen eines jodhaltigen Eiweißkörpers, Thyroglobulin*, enthalten, aus denen die jodhaltigen Hormone *Thyroxin* und *Trijodthyronin* aufgebaut, von den Zellen rückresorbiert und in das Blut abgegeben werden. Vor der Rückresorption wird das Follikelkolloid fermentativ gespalten. Die Abgabe der dafür notwendigen proteolytischen Fermente durch die Zellen des Follikel epithels erfolgt unter dem Einfluß des thyreotropen Hormons der Hypophyse. Die Schilddrüsenhormone sind für die Aufrechterhaltung des Stoffwechsels von entscheidender Bedeutung, wirken auf den Geschlechtsapparat und die Sexualfunktionen und fördern (wohl über die Stoffwechselsteigerung) das Wachstum. Die am meisten in das Auge fallende Funktion der Schilddrüsenhormone ist die Kontrolle der Metamorphose der Amphibien.

Der „Stammbaum“ der Glandula thyreoidea reicht weit in die Geschichte der Chordaten zurück. Sowohl bei Amphioxus als auch bei den Tunicaten sind bewimperte und zum Teil mit Drüsen ausgestattete Rinnen vorhanden, welche die Nahrungspartikelchen zum Darmkanal transportieren, die aus dem durch die Kiemenpalten ausströmenden Wasser abgefiltert wurden (Abb. 4–6, S. 24–28). Bei Amphioxus und Tunicaten werden vom Endostyl neben Schleim auch jodhaltige Verbindungen gebildet, die mit den Nahrungsteilchen in den Verdauungstrakt gelangen. Ammocoetes, die Larvenform des Neunauges, ist ebenfalls Nahrungsstrudler und besitzt gleichfalls bewimperte Gruben, ähnlich wie Amphioxus und Tunicaten. Hier läuft die ventrale Grube hinten in eine tiefe Tasche am Boden des Kiemendarmes aus, wo ein jodhaltiges Sekret gebildet und in den Verdauungskanal weitergeleitet wird (Abb. 253 B, S. 323).

Das Endostyl, einschließlich der Drüsentasche von Ammocoetes, ist als medioventral gelegenes Organ am Boden des Kiemendarmes in seiner Lage der Gl. thyreoidea vergleichbar. Sind sie wirklich *homologe Bildungen*? Das Neunauge gibt uns eine positive, schlüssige Antwort. Bei der Metamorphose schließt sich die larvale Endostyltasche vom Darm ab und gliedert sich in eine Reihe von epithelbegrenzten Bläschen, deren Struktur unbestreitbar dem Feinbau der Schilddrüsenfollikel entspricht. Die Glandula thyreoidea, so scheint es, war ursprünglich eine exokrine Drüse, deren Sekrete in den Verdauungstrakt abgegeben wurden. Sie ist bei der Evolution der Vertebraten zu einem endokrinen Organ geworden. In diesem Zusammenhang ist von Interesse, daß als einzige Hormone die Schilddrüsensekrete bei der oralen Aufnahme ihre Wirkung behalten.

Inselorgan

Der größere Teil des Pancreasparenchyms bildet Enzyme, die durch Ausführungsgänge in den Dünndarm gelangen. Von diesem exokrinen Pankreasanteil lassen sich

bindegewebig abgegrenzte Zellkomplexe, *Langerhanssche Inseln*, unterscheiden (Abb. 283, S. 352). Sie bestehen aus mindestens zwei Arten verschiedener Drüsenzellen, deren Sekret nicht über Ausführungsgänge abgeleitet, sondern unmittelbar in das Blut abgegeben wird. Die Inseln bilden somit in ihrer Gesamtheit ein endokrines Organ, das *Inselorgan*. Die Inseln sind gewöhnlich diffus im Drüsenparenchym des Pancreas verteilt. Bei den Cyclostomen liegen inkretorische Pancreasfollikel in der Wand des vorderen Abschnitts des Darmrohres, bei den Teleosteen kleine Nester von Inselzellen über den ganzen Darm verstreut. Bei einigen wenigen Fischen bilden diese Inselzellen ein selbständiges kleines Organ.

Die Zellen der Langerhansschen Inseln liefern zwei Hormone. Das *Insulin*, ein spezifischer Eiweißkörper, wird von den feingranulierten B-Zellen gebildet und spielt eine wichtige Rolle bei der Steuerung des Kohlenhydratstoffwechsels. Es fördert den Durchtritt von Glucose durch die Membran von Muskel- und Fettzellen, steigert die Glucoseoxydation im Gewebe, die Fettsynthese in den Fettzellen und intensiviert die Proteinsynthese. Fehlende oder zu geringe Insulinproduktion führt zur Zuckerkrankheit, dem Diabetes mellitus. Ein zweites Inselhormon, das *Polypeptid Glukagon*, wird von den grobgranulierten, argyrophilen A-Zellen abgegeben. Es ist besonders reichlich bei Vögeln und Reptilien nachweisbar und führt durch vermehrten Glykogenabbau in der Leber zu einer Erhöhung des Blutzuckerspiegels.

Interrenales Gewebe und Nebennierenrinde

Bei den meisten Tetrapoden liegt der Niere ein endokrines Organ, die *Glandula suprarenalis* oder *Nebenniere* an, häufig sitzt sie ihr kappenförmig auf (Abb. 293, S. 367; 295, S. 368). Mit Hilfe des Mikroskops lassen sich an Schnittpräparaten der Nebenniere zwei Anteile, *interrenales* und *chromaffines Gewebe*, unterscheiden. Sie sind bei niederen Tetrapoden durchmischt oder liegen einander gegenüber, während sie bei Säugern deutlich in *Rinde* und *Mark* geschieden sind und ein einziges, kompaktes Organ bilden (Abb. 433). Beide Teile sind inkretorisch tätig, unterscheiden sich allerdings grundsätzlich hinsichtlich ihrer Genese, ihres Feinbaus und der Art und Wirkung ihrer Inkrete. Das Markgewebe wird aus besonders differenzierten Neuroblasten aufgebaut und soll später besprochen werden (s. S. 540). Die Rindenzellen stammen aus dem Coelomepithel.

Bei den Fischen bilden die Nebennieren meist kein geschlossenes, scharf abgrenzbares Organ (Abb. 434). Die beiden Komponenten: *Interrenalorgan* und *Adrenalorgan* sind getrennt. Bei den Cyclostomen liegen spärliche interrenale Elemente vor allem in und an der Wand der Vv. cardinales posteriores, phäochrome Zellen längs der Aorta. Bei den Selachiern haben sich die Interrenalkörper zu einem unpaaren (Squaliden) oder paarigen, stark gegliederten Organ (Rajiden) zwischen den caudalen Abschnitten der Nieren zusammengeschlossen. Die Adrenalkörper sind als kleine Kügelchen jeweils den Seitenzweigen der Aorta angelagert. Bei Chondrostei, Teleosteen und Dipnoi findet sich das Interrenalorgan in den Kopfnieren und längs dem proximalen Teil der Cardinalvenen⁴², phäochromes Gewebe in der Wand der Cardinalvenen, vor allem der V. cardinalis posterior, und der Vv. renales revehentes. Bei den Teleosteen sind überdies oft im Bereich der Kopfnieren Gruppen phäochromer Zellen in die Zellstränge des Interrenalorgans eingeschoben. Bei den Amphibien haben sich interrenales und phäochromes Gewebe schon zu einem mehr oder minder abgegrenzten Organ an der ventralen und medialen Seite der Nieren vereinigt, und bei den Amnioten finden wir eine typische Nebenniere.

⁴² Die bei einigen Teleosteen in den Nieren gelegenen Stanniuschen Körperchen wurden gelegentlich auch als Anteile des Interrenalorgans angesehen. Sie sind jedoch sowohl hinsichtlich ihrer Genese als auch ihres Feinbaus deutlich verschieden.

Die Funktion der Nebennierenrinde ist für die Erhaltung des Lebens von vitaler Bedeutung. Diese Feststellung wurde bereits vor über 100 Jahren getroffen, als man fand, daß die an der als Morbus Addison bezeichneten Krankheit Verstorbenen deutliche degenerative Veränderungen der Nebennierenrinde aufwiesen. Nunmehr wissen wir, daß die Zellen der Nebennierenrinde eine Reihe (bei Säugern etwa 50) Steroide produzieren, von denen manche biologisch inaktiv und daher unbedeutend sind, während andere einen vielfältigen und tiefgreifenden Einfluß auf den Körperhaushalt ausüben. Insgesamt gesehen besteht die Wirkung der Rindenhormone darin, daß sie den Körper befähigen, lang andauernden Belastungen durch Einflüsse der Umwelt zu widerstehen, während im Gegensatz dazu die Hormone des Nebennierenmarks (wie unten beschrieben) kurzzeitige Höchstbeanspruchungen und Notsituationen des Organismus überwinden helfen. Von den spezifischen Wirkungen der Rindenhormone, der *Adrenocorticoide*, seien erwähnt: der regulierende Einfluß auf den Wasserhaushalt und auf die Konzentration der im Blut, in den Körperflüssigkeiten und dem Zellplasma gelösten Salze durch die Mineralcorticoide (*Hauptvertreter Aldosteron*), die Einwirkung speziell auf den Kohlenhydratstoffwechsel durch die *Glukocorticoide* (*Hauptvertreter Cortisol*) und die Beeinflussung der Keimdrüsentätigkeit durch die Nebennierenandrogene, vor allem *Androsteron*, und in geringerer Menge *Östrogene* und *Gestagene*. Chemisch sind diese Hormone den von den Gonaden gebildeten Sexualhormonen weitgehend ähnlich.

Der Einfluß der *Nebennierenrindenhormone* auf die Steuerung des Wasser- und Salzhaushaltes läßt an eine irgendwie geartete „Verwandtschaft“ zwischen Rindengewebe (Interrenalorgan) und Nieren denken. Die ontogenetische Abkunft des Rinden-

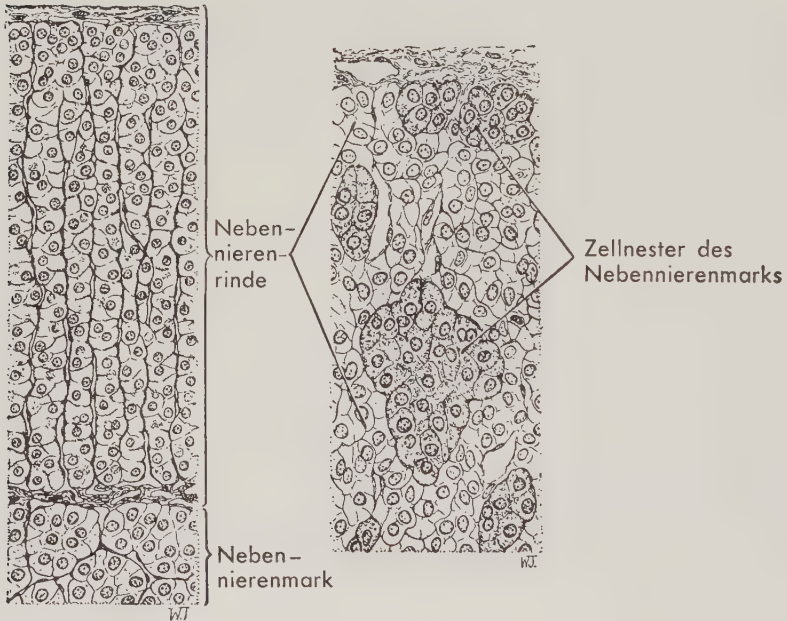


Abb. 433. Schnitt durch die Nebenniere einer Ratte (links) und eines Reptils (*Heloderma*) (rechts, Außenfläche der Nebenniere in der Abb. oben). Bei der Ratte liegt die Rinde der Markzone als deutlich getrennte Schicht auf, bei *Heloderma* sind die beiden Drüsenanteile durchmischt, das Rindengewebe umschließt Zellnester des Nebennierenmarkes. (Aus TURNER)

gewebes spricht dafür, daß die funktionelle Verknüpfung und die engen Nachbarschaftsbeziehungen nicht zufällig sind, sondern eine historische Grundlage haben könnten. Beim Embryo tritt das Rindengewebe in Form von Zellsträngen auf, die aus dem mesodermalen Coelomepithel, medial der Nierenanlage und lateral der sich bildenden Gonade aussprossen. Niere und Nebenniere entstehen somit in aneinander-grenzenden Arealen des embryonalen Mesoderms. Nicht ohne Interesse ist, daß die inkretorisch tätigen Zellen der Gonaden, die – wie später erwähnt – den Nebennieren-rindenhormonen chemisch ähnliche Sexualhormone (ebenfalls Steroide) bilden, aus dem mesodermalen Gewebe der gleichen Region stammen.

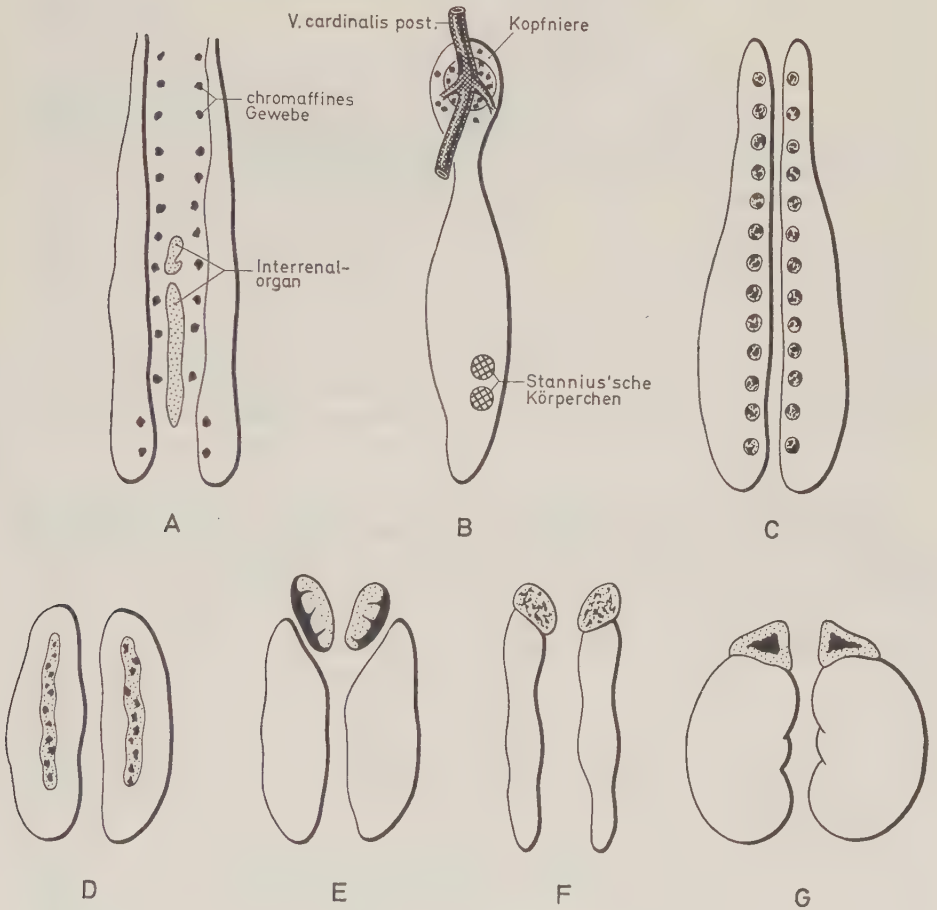


Abb. 434. Anordnung des interrenalen und des adrenalen Gewebes bei verschiedenen Gruppen der Vertebraten. A Elasmobranchier; B Teleosteer; C Urodelen; D Anuren; E Eidechsen; F Vögel; G Säugetiere. Nieren: schwarz konturiert; chromaffines Gewebe (Nebennierenmark): schwarz; interrenales Gewebe (Nebennierenrinde): punktiert. Bei den Elasmobranchiern sind die beiden Komponenten räumlich getrennt. Bei den Knochenfischen konzentrieren sich interrenales und adrenales Gewebe in der Kopfniere und um die Zweige der V. cardinalis posterior; häufig durchmischen sich die beiden Gewebskomponenten. (Modifiziert nach GORBMAN und BERN: Textbook of Comparative Endocrinology)

Chromaffines Gewebe und Nebennierenmark

Das Nebennierenmark und seine Vorläufer bei niederen Vertebraten unterscheiden sich, wie erwähnt, nach Herkunft und Funktion grundsätzlich von der Nebennierenrinde. Hier handelt es sich um einen umgewandelten Teil des Nervensystems, der zu einem inkretorischen Organ geworden ist. Wir haben gesehen (s. S. 482), daß die visceromotorischen Impulse zu den Eingeweiden nicht unmittelbar, d. h. über ein einziges peripheres Neuron, an die glatte Muskulatur oder an die Drüsen gelangen, sondern durch postganglionäre Neurone übertragen werden, die an ihren Endigungen neurohumorale Substanzen abgeben. Die Zellen des Nebennierenmarks und die ihm homologen Gebilde sind stark modifizierte postganglionäre Neurone.

Bei Vertretern der verschiedensten Vertebratengruppen wurden Zellnester beschrieben, die über den ganzen Körper verstreut sein können, vor allem aber längs der Aorta dorsalis angeordnet und den sympathischen Ganglien benachbart sind. Sie werden *chromaffine* (phäochrome) Zellen genannt, da sie sich mit chromsauren Salzen besonders gut anfärben lassen. Ontogenetisch entstehen die Zellnester aus Zellen, die – wie die postganglionären Neurone des Sympathicus – aus der Neuralleiste stammen und den sympathischen Eingeweidenerven entlang gewandert sind. Bei den Fischen (Abb. 434) liegen kleine Gruppen dieser Zellen, oft mit interrenalem Gewebe vergesellschaftet, zwischen den Nieren und längs der dorsalen Coelomwand. Sie werden treffend als *Paraganglien* bezeichnet; denn sie entsprechen hinsichtlich ihrer Genese den Grenzstrangganglien, denen sie, besonders bei den Haien (Abb. 394, S. 486), unmittelbar benachbart sein können. Bei den Tetrapoden finden wir auch solche kleinen Paraganglien, doch sind – ausgenommen bei den Urodelen – die chromaffinen Zellen meist in größeren Zellverbänden konzentriert, den *Adrenalkörpern*, die einen Teil der Nebenniere darstellen. Bei den Säugetieren werden sie von der Nebennierenrinde vollständig umschlossen und bilden das *Nebennierenmark* (Abb. 433). Bei niederen Tetrapoden sind sie mehr diffus verteilt und in das interrenale Gewebe eingestreut.

Das Nebennierenmark und die chromaffinen Ganglien werden von präganglionären sympathischen Nervenfasern innerviert. Auf nervöse Impulse hin sondern die Zellen des Nebennierenmarks zwei einander chemisch verwandte Hormone in das Blut ab, *Adrenalin* und *Noradrenalin*; Wirkstoffe, die auch an den Endigungen der postganglionären sympathischen Fasern entstehen. Während dort der Anteil des Noradrenalins weit überwiegt, ist bei der Ausschüttung aus dem Nebennierenmark der Adrenalinanteil (relativ, nicht absolut) höher. Die Markzellen sehen den Nervenzellen nicht ähnlich, denn ihnen fehlen entsprechende Fortsätze. Da sie jedoch modifizierte postganglionäre sympathische Neurone darstellen, kann es nicht überraschen, daß sie die gleichen neurohumoralen Wirkstoffe bilden. Der Unterschied liegt darin, daß die typischen postganglionären sympathischen Neurone lediglich geringe Adrenalinmengen freisetzen, die nur auf die unmittelbar angrenzenden Strukturen wirken, während die große Masse Markzellen rasch wesentlich mehr Hormone abgeben kann, die – auf dem Blutweg verbreitet – schnell, unmittelbar und höchst wirksam alle Teile des Organismus in „Not“-situationen zu einer akuten Leistungssteigerung veranlassen.

Neurophysis spinalis caudalis

Wie sich bei allen Wirbeltieren die Neurohypophyse rostral als ein besonderes sekretorisches Areal des Zentralnervensystems ausgebildet hat, so ist bei den meisten, wenn nicht allen Fischen auch ein caudales, im Rückenmark gelegenes sekretorisches System vorhanden. Es wird als *Neurophysis spinalis caudalis* (in Analogie zur Neuro-

hypophyse auch als *Urophysis* oder *Urohypophyse*) bezeichnet. Bei vielen Teleosteen ist das Organ hoch entwickelt (Abb. 435). Im caudalen Bereich des Rückenmarks finden sich große, sekretorisch tätige Zellen, deren Fortsätze als sekretführende Nervenfasern caudalwärts verlaufen und mit sekretgefüllten Auftreibungen enden.

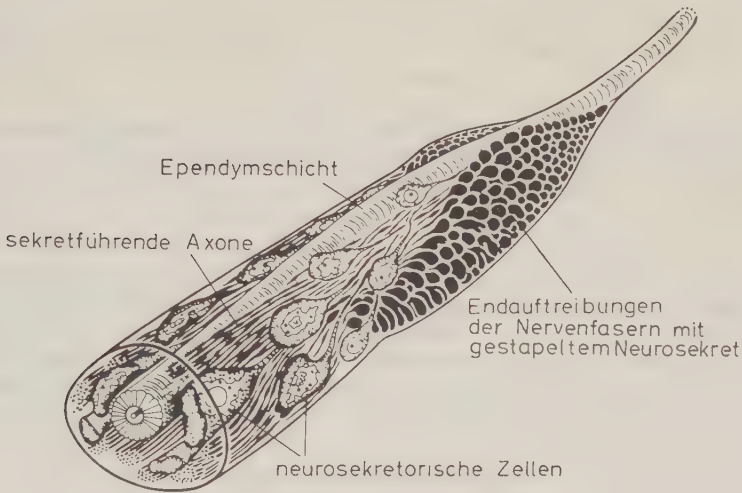


Abb. 435. Schematische Darstellung der Neurophysis spinalis caudalis (Urophysis) des Aals. Das Ende des Rückenmarks ist (mit Ausnahme der den Zentralkanal begrenzenden Ependymschicht) durchsichtig gezeichnet. Dargestellt sind eine Anzahl von sekretorisch tätigen Nervenzellen, sekretführende Nervenfasern und die Auftreibungen am Ende dieser Fasern. (Nach ENAMI in GORBMAN und BERN, Comparative Endocrinology)

Diese Anschwellungen liegen meist eng benachbart an der Ventralseite des Rückenmarks, so daß eine schon makroskopisch erkennbare Verdickung entsteht. Chemische Zusammensetzung und Wirkungsweise dieses Neurosekrets, das hauptsächlich aus einem Protein besteht, sind noch nicht vollständig bekannt, doch scheint es den Salzgehalt des Blutes zu regulieren.

Sexualhormone

Weit mehr als jede andere Funktion des Organismus wird bei den Vertebraten das Fortpflanzungsgeschehen – und zwar sowohl die anatomische Grundlage als auch der Verhaltensablauf – durch Hormone gesteuert. Dieser vielschichtige Prozeß könnte ausführlich nur in einem eigenen Buch dargestellt werden. Hier wollen wir nur jene Aspekte dieses komplexen Geschehens kurz betrachten, denen eine morphologische Bedeutung zukommt. Die Sexualhormone werden, wie wir zu Beginn dieses Kapitels erwähnt haben, in starkem Maße durch die gonadotropen Hormone der Hypophyse beeinflusst.

Mit einer Ausnahme⁴³ sind die von den Gonaden gebildeten Hormone Steroide, Androgene (sofern sie hauptsächlich vom Hoden produziert werden) und Östrogene (wenn sie vornehmlich im Ovar entstehen). Diese Steroide sind in ihrem chemischen

⁴³ Die Ausnahme ist das Protein *Relaxin*, ein weibliches Hormon, das die Bindegewebsstrukturen der Symphyse auflockert und so bei Säugetieren den Geburtsvorgang erleichtert. Bei niederen Vertebraten wirkt das Hormon wohl ebenfalls fördernd beim Fortpflanzungsgeschehen mit.

Aufbau den Nebennierenrindenhormonen außerordentlich ähnlich. Die chemische Verwandtschaft ist in der Tat so eng, daß Gonaden und Nebennierenrinde gewissermaßen nicht in der Lage sind, die ihnen zukommenden Aufgaben als Hormonproduzenten sauber zu trennen. Eine begrenzte Menge Sexualhormone kann unter den Inkreten der Nebennierenrinde entdeckt werden, und ein kleiner Teil der von den Gonaden produzierten Hormone sind Stoffe, die eigentlich zur Nebennierenrinde gehören. Ferner sind männliche und weibliche Gonade in bezug auf ihre Hormonproduktion auch nicht eindeutig differenziert; denn die männliche Gonade bildet eine gewisse Menge weiblicher Hormone und umgekehrt.

Dieser Ähnlichkeit zwischen den Wirkstoffen der Nebennierenrinde und der Gonaden entspricht eine Übereinstimmung in der Herkunft der Zellen, die sie absondern. Abgesehen von den eigentlichen Keimzellen, die sich nicht an der Hormonproduktion beteiligen, stammen – wie wir gesehen haben – alle übrigen Zellen, welche die Keimdrüsen aufbauen, aus der mesodermalen Auskleidung der paarigen Rinne an der dorsalen Coelomwand, beiderseits der Medianlinie. Die Zellen der Nebennierenrinde sind aus dem angrenzenden Areal des Coelomepithels hervorgegangen, das zwischen Nieren- und Gonadenanlage liegt (s. S. 374).

Die wichtigsten Androgene der männlichen Gonade sind, soweit Untersuchungsergebnisse vorliegen, die Steroide *Testosteron* und *Androstendion*. Im weiblichen Geschlecht sind die wesentlichen Steroide die Östrogene *Oestradiol* und das viel weniger wirksame *Oestron*. Welche Zellen bilden die genannten Hormone? Die Hauptquellen im Hoden sind zweifellos die *Leydigischen Zwischenzellen*, die – völlig isoliert – in den Bindegewebsräumen zwischen Samenkanälchen oder Testisampullen liegen (Abb. 303, S. 379). In gewissen Fällen scheint eine zweite Bildungsstätte für die Androgene vorhanden. In der Wand der Samenkanälchen und Testisampulle liegen außer den verschiedenen Entwicklungsstufen der Keimzellen die als Sertoli-Zellen bezeichneten Stützzellen. Sie stammen aus der gleichen Quelle wie die Zwischenzellen und können nach der nicht unbestrittenen Ansicht einiger (vor allem älterer) Autoren ebenfalls zur Hormonbildung befähigt sein (Abb. 303). Die Bindegewebszellen des Ovars, von gleicher ontogenetischer Abkunft wie die Zwischenzellen des Hodens, können wohl eine gewisse Anzahl den Leydigischen Zellen vergleichbarer Zwischenzellen bilden. Die in das Ovar eingesproßten Zellen des Coelomepithels (Keimepithels) umhüllen als *Follikel*epithel die Eizellen, die sie mit Nährstoffen versorgen. Daneben haben sie aber noch eine wichtige Aufgabe zu erfüllen. Sie werden als Hauptproduktionsstätten der Östrogene angesehen. Einen kleineren Anteil der Östrogenbildung übernehmen die als *Theca interna folliculi* bezeichneten Bindegewebszellen (Abb. 302, S. 378), die das Follikel-epithel umschließen.

Außer den Östrogenen können wir im Ovar einen zweiten Typ eines Steroidhormons nachweisen. An sich würde man erwarten, daß nach der Ovulation der Follikel, den die Eizelle verlassen hat, degeneriert. Dies ist bei vielen Wirbeltiergruppen auch der Fall. Vor allem aber bei den Säugetieren erfolgt die Rückbildung des Follikels nicht schlagartig. Statt dessen persistieren die Zellen des Follikel-epithels eine längere Zeit, bilden einen gelb pigmentierten Zellverband, das *Corpus luteum*, und füllen den (nur bei wenigen Säugetieren – vor allem einigen Insectivoren – fehlenden) Follikelhohlraum aus. Der Gelbkörper bildet ein wichtiges Steroidhormon, das *Progesteron*. Es bereitet bei den Mammaliern die Uterusschleimhaut auf die Implantation des Eies vor, indem es u. a. die Uterusdrüsen zu Wachstum und Sekretion anregt, ermöglicht die Einnistung des Eies und stimuliert die Entwicklung der Placenta. Die Untersuchungen über das *Corpus luteum* und seine Hormonproduktion konzentrieren sich verständlicherweise auf die Säugetiere, die sich durch eine besondere Form der Embryonalentwicklung unter Ausbildung einer Placenta auszeichnen. Dennoch blieb nicht unentdeckt, daß sich auch bei den Elasmobranchiern nach dem Follikelsprung

ein Corpus luteum entwickelt (und anscheinend gleichfalls Progesteron bildet). Ferner wurde Progesteron in den Ovarien bestimmter Vertebratengruppen, u. a. auch bei den Vögeln, nachgewiesen, obwohl dort ein typisches Corpus luteum – von den lebendgebärenden Reptilien abgesehen – nicht vorkommt. Einige Elasmobranchier und einige wenige niedere Tetrapoden bringen ihre Jungen lebend zur Welt, und das Progesteron mag vergleichbare Wirkungen wie bei den Mammalia entfalten. Im allgemeinen ist jedoch nicht erkennbar, welche Aufgabe das Progesteron bei niederen Vertebraten eigentlich erfüllt. Es liegt somit nahe, im Progesteron ein Beispiel für den eingangs skizzierten Modus der Evolution der Hormone zu sehen. Ein Stoff, der von irgendeinem Zeitpunkt der Evolution an von den Zellen abgegeben wurde, ohne zunächst eine erkennbar vorteilhafte Wirkung hervorzubringen, übernimmt später eine nützliche Rolle im Körperhaushalt und wird schließlich bei den Säugetieren zu einem wichtigen Hormon.

Die Besprechung von Bau und Funktion der Säugetierplacenta gehört eher in ein Lehrbuch der Wirbeltierembryologie statt in eine Darstellung der vergleichenden Anatomie. Wir wollen deshalb hier nur feststellen, daß während der Gravidität die Placenta selbst zu einem endokrinen Organ wird, das eine Reihe von Steroidhormonen, nicht nur Östrogene und Progesteron, sondern auch ein eigenes gonadotropes Hormon hervorbringt, das für die Erhaltung der Schwangerschaft von Bedeutung ist. (Die üblichen Schwangerschaftstests beruhen auf dem Nachweis einer vermehrten Produktion dieses *Choriongonadotropins*).

Andere Hormone

Die bisher besprochenen Hormone werden von spezifischen endokrinen Drüsen abgegeben und bilden ein sich wechselseitig beeinflussendes System, indem sie einander in der Wirkung unterstützen oder sich gegenseitig hemmen. Im Gegensatz dazu steht eine Reihe *gastrointestinaler Hormone*, die vom Darmepithel abgesondert und in ihrer Entstehung und Wirkung nicht von anderen Hormonen beeinflusst werden. In der Pylorusregion des Säugermagens gibt die Schleimhaut das Hormon *Gastrin* ab, das die Salzsäuresekretion der Belegzellen in den Fundusdrüsen des Magens anregt. Im proximalen Dünndarmbereich wird, sobald Nahrung in diesen Darmteil gelangt, das Hormon *Secretin* abgesondert. Es regt das Pankreas zur Abgabe des Bauchspeichels an. Ein zweites Dünndarmhormon, *Pancreozymin – Cholecystokinin*, beeinflusst ebenfalls die Pankreassekretion und führt eine Kontraktion der Gallenblase herbei, sobald Fette in den Anfangsteil des Intestinums gelangen. Eine Reihe weiterer gastrointestinaler Hormone wird aufgrund der beobachteten physiologischen Aktivitäten vermutet, doch konnte bei ihnen – anders als bei den vorgenannten Hormonen – ihre chemische Natur noch nicht aufgeklärt werden.

Manche Befunde sprechen dafür, daß auch andere Vorgänge in verschiedenen Bereichen des Organismus unter dem Einfluß von Stoffen stehen, die auf dem Blutweg verbreitet werden. In den meisten derartigen Fällen bestehen allerdings kaum Anhaltspunkte, daß diese Wirkstoffe von spezifischen „endokrinen“ Organen gebildet werden, und es ist schwer, eine scharfe Grenze zwischen den „echten“ Hormonen und diesen Gewebshormonen zu ziehen.

Zu den Gewebshormonen rechnet z. B. das Peptid *Angiotensin*, das im strömenden Blut nachgewiesen werden kann. Seine physiologische Bedeutung könnte darin bestehen, bei gestörter Nierendurchblutung die Harnbereitung nach Möglichkeit aufrechtzuerhalten. Bei intravenöser Injektion bewirkt es eine Gefäßverengung und damit eine Blutdrucksteigerung. Angiotensin wird von dem in der Nierenrinde gebildeten Enzym *Renin*, einer Protease, aus einem Bluteiweißkörper (*α -Globulin*) abgespalten. Ein anderes Gewebshormon, an dessen Produktion möglicherweise die

Niere auch beteiligt ist, wird für die Erythropoese verantwortlich gemacht. Die Mastzellen (s. S. 164) sind Bildungsstätten für die Gewebshormone *Heparin*, *Histamin* und *Serotonin* und können geradezu als einzellige endokrine „Organe“ angesehen werden.

Einige Organe und Gewebsbezirke, deren Feinbau dem einer Drüse weitgehend ähnelt, sind möglicherweise ebenfalls inkretorisch tätig, obwohl eindeutige Beweise fehlen. Am meisten genannt werden in diesem Zusammenhang *Pineal-* und *Parapinealorgan* (s. S. 457), die auch dann persistieren, nachdem sie ihre ursprüngliche optische Funktion verloren haben (wie das Pinealorgan der Säugetiere, die *Epiphysis cerebri*). Bei Haien und Fröschen enthält das Pinealorgan, obwohl es die Körperoberfläche nicht erreicht, Sinneszellen und wirkt als Photorezeptor. Bei den Säugetieren ist dies nicht länger der Fall. **Anscheinend werden der Epiphyse durch das vegetative Nervensystem Informationen über die den Organismus treffende Lichtmenge zugeleitet, und inkretorische Zellen bilden das Hormon Melatonin.** Es führt, bei Kaulquappen injiziert, zu einer Konzentration der Pigmentgranula und einer Kontraktion der Melanophoren, so daß sich die Haut aufhellt. Da Melatonin auch in der mittleren Augenhaut nachgewiesen wurde, halten es andere Autoren nicht für ein Epiphysen-, sondern für ein Gewebshormon. Schließlich wird für die Säugetiere immer noch die Frage diskutiert, inwieweit die Epiphyse die Sexualentwicklung hemmend beeinflusst.

Auf die Rolle als „Hormondrüse“, die nach neueren Befunden dem *Thymus* zukommt, haben wir bereits auf S. 400 hingewiesen. Es wird angenommen, daß ein im Thymus gebildeter, auf dem Blutweg transportierter Wirkstoff die Ausbildung des Immunsystems auslöst. Dem *Ultimobranchialkörper* schließlich, der aus der Wand der letzten Schlundtasche aussproßt, wird ebenfalls die Fähigkeit zur Hormonbildung zugeschrieben. Bei den Säugetieren werden die Ultimobranchialkörper während der Ontogenese in die Schilddrüse einbezogen und liefern wohl die C-Zellen, die Produzenten des Calcitonins. C-Zellen sind ebenso in den Ultimobranchialkörpern niederer Vertebraten vorhanden, von denen einige auch Epithelkörperchen besitzen. Die sekretorisch tätigen Zellen der Ultimobranchialkörper sollen allerdings nicht aus dem Schlundtaschenepithel entstehen, sie scheinen von Neuralleistenzellen abzustammen.

Anhang 1: Übersicht über das System der Chordaten

Die folgende Systemübersicht soll dem Leser in erster Linie die Möglichkeit geben, die systematische Stellung der im Text erwähnten Formen zu erkennen. Infolgedessen sind die Gattungen nicht aufgeführt, und vielfach wurden Familien, Unterordnungen und selbst Ordnungen vernachlässigt, wenn derartige Unterabteilungen großer Gruppen für den angestrebten Zweck ohne Belang sind. Dagegen wurden, um das Bild abzurunden, die wichtigeren fossilen Formen erwähnt, obwohl sich unsere anatomischen Kenntnisse dieser Tiere praktisch auf das Skelettsystem beschränken.

Über die nachfolgend aufgeführte Gliederung hinaus werden verschiedentlich systematische Einheiten zu Gruppen mit eigenen Bezeichnungen zusammengefaßt. Obwohl sie keine echten systematischen Kategorien darstellen, werden sie bei Vergleichen, Gegenüberstellungen usw. als kurze und handliche Sammelbegriffe gern gebraucht. Die ersten drei Unterstämme der Chordaten (Hemi-, Uro- und Cephalochordata) faßt man oft als *Protochordata* oder *Niedere Chordaten* zusammen. Unter den Wirbeltieren kennzeichnet der Terminus *Gnathostomata* alle jene höheren Vertebraten, die ein Kiefergelenk besitzen, und stellt sie den *kieferlosen Wirbeltieren*, den *Agnatha*, gegenüber. Ein anderes Gegensatzpaar bilden die Begriffe: *Pisces* und *Tetrapoda*. Als Tetrapoden bezeichnet man die Amphibien und die höheren vierfüßigen Vertebraten, als *Pisces* die Fische im weitesten Sinne. Zu den *Amniota* schließlich gehören die während der Embryonalentwicklung ein Amnion bildenden Klassen Reptilien, Vögel und Säugetiere. Die Fische und Amphibien dagegen werden als *Anamnia* gegenübergestellt.

Stamm Chordata

Unterstamm Hemichordata

Chorda dorsalis und dorsales Nervenrohr sind nicht oder nur gering entwickelt. Die Hemichordata werden oft als eigener, von den Chordaten getrennter Stamm angesehen, der diesen aber nahe steht.

Klasse Pterobranchia

Einfache, pflanzenähnliche Tiere, die ihre Nahrung durch mit Cilien besetzte Lophophore herbeistrudeln. (Abb. 8 A, B, S. 30)

Klasse Enteropneusta

Eichelwürmer. Wurmformige Tiere mit gut ausgebildetem Kiemenapparat, graben sich in den Meeresboden ein. (Abb. 8 F, S. 30)

Unterstamm Urochordata

Tunicaten und verwandte Formen. Chorda dorsalis und dorsales Nervenrohr (Rückenmark) im Larvenstadium vielfach gut entwickelt. Adulte Tunicaten sind sessil, schweben oder schwimmen im Wasser. Ihr Körper besteht hauptsächlich aus dem mächtig entwickelten Kiemenkorb. (Abb. 6, S. 28; 8 C–E, S. 30)

Unterstamm Cephalochordata

Amphioxus (*Branchiostoma*, *Asymmetron*). Chorda dorsalis, Rückenmark und Kiemenapparat auch im adulten Stadium gut ausgebildet. (Abb. 4, S. 24)

Unterstamm Vertebrata

Generell ausgestattet mit Rückenmark, Gehirn und Nieren.

Klasse Agnatha

Kieferlose Wirbeltiere

- † Ordnung Osteostraci
- † Ordnung Anaspida
- † Ordnung Heterostraci
- † Ordnung Coelolepida

} „Ostracodermen“, in der Regel gepanzerte Formen aus dem Ordovizium, dem Silur und dem Devon. Bei den am besten bekannten Osteostraci, z. B. *Cephalaspis*, sind die Kiemen gut entwickelt. Diese Formen lebten wahrscheinlich am Boden und filterten die Nahrungspartikelchen durch den Kiemenapparat ab. (Abb. 18, S. 49; 19, S. 50; 21, S. 52)

Ordnung Petromyzontia. Neunaugen. Süßwasser- oder Meeresformen, parasitische oder räuberische Ernährung von anderen Fischen. Petromyzontia und Myxinoidea werden oft als Cyclostomata zusammengefaßt. (Abb. 16 C, S. 47)

Ordnung Myxinoidea. Schleimfische. Marine Formen, die sich von dem Fleisch toter oder sterbender Fische ernähren. (Abb. 16 A, B, S. 47)

Klasse Elasmobranchiomorphi

Knorpelfische und bestimmte primitivere Verwandte mit knöchernem Skelet.

† **Unterklasse Placodermi.** Kieferbesitzende Fische, gewöhnlich mit schwerem Knochenpanzer und häufig mit eigenwillig gestalteten Flossen, die fast alle im Devon lebten.

Ordnung Arthrodira. Räuberische Formen, oft mit einem Gelenk zwischen der Knochenplatte an Kopf- und Kiemenregion und dem Knochenpanzer im vorderen Rumpfbereich. (Abb. 22 A, B, S. 53)

Ordnung Ptyctodontida. Molluskenfresser, ähnlich den knorpeligen Holocephali. (Abb. 22 F, S. 53)

Ordnung Phyllolepidi.

Ordnung Petalichthyida.

Ordnung Rhenanida.

} Seltsame, gewöhnlich abgeplattete Fische mit einer Tendenz zur Rückbildung des knöchernen Skelets, oberflächlich den rezenten Batoidea ähnlich. (Abb. 22 C–E, D. 53)

† bedeutet ausgestorben

Ordnung Antiarchi. Kleine, bodennah lebende Formen mit einem Knochenpanzer, der die Brustflosse einschloß. (Abb. 22 G, S. 53)

Unterklasse Chondrichthyes. Knorpelfische.

Zwischenklasse Elasmobranchii. Haie und verwandte Formen. Oberkiefer mit dem Hirnschädel nicht fest verbunden, Kiemenspalten mit getrennten äußeren Öffnungen.

† **Ordnung Cladoselachii.** Primitive paläozoische Haie. (Abb. 24 A, S. 56)

† **Ordnung Pleuracanthodii.** Abweichend gestaltete, im Süßwasser lebende paläozoische Haie. (Abb. 24 B, S. 56)

Ordnung Selachii. Typische Haie, paläozoisch bis rezent, mit Kopulationsorgan und schmaler Basis der Flossen. (Abb. 24 C, S. 56)

Ordnung Batoidea. Engelhaie und Rochen. Abgeplattete Formen, im Prinzip den Haien ähnlich. (Abb. 24 D, S. 56)

Zwischenklasse Holocephali. Chimären und verwandte Formen. Oberkiefer mit dem Hirnschädel fest verbunden, Kiemenspalten durch ein Operculum überdeckt.

Verschiedene ausgestorbene Ordnungen, nur sehr spärlich bekannt. (Abb. 24 A, S. 56)

Ordnung Chimaeriformes. Chimären (oder Seekatzen, Seedrachen). (Abb. 25 B, S. 57)

Klasse Osteichthyes

Die sogenannten Knochenfische, obwohl auch viele andere Fische ein knöchernes Skelet besitzen. (Abb. 28, S. 60)

† **Unterklasse Acanthodii.** Stachel„haie“. Paläozoische Formen, deren Verwandtschaftsbeziehungen zweifelhaft sind. Einst wurden sie zu den Placodermen gerechnet, sind aber wahrscheinlich den ancestralen Knochenfischen verwandt. (Abb. 27, S. 59)

Unterklasse Actinopterygii. Strahlflosser.

Überordnung Chondrostei. Primitive Strahlflosser mit heterocerker Schwanzflosse, vertreten durch die vielgestaltigen und hauptsächlich im Paläozoikum lebenden †Palaeoniscoidea und die rezenten Formen: *Polypterus*, die Störe und *Polyodon* (Löffelstör). (Abb. 32, S. 64; 33, S. 65)

Überordnung Holostei. Dominierende Gruppe der Strahlflosser im Mesozoikum, mit verkürzter heterocerker Schwanzflosse. Die einzigen rezenten Formen sind *Amia* und *Lepisosteus*. (Abb. 34, S. 66)

Überordnung Teleostei. Dominierende Gruppe der Fische des Känozoikums und der Jetztzeit, mit heterocerker Schwanzflosse. Die Teleosteer umfassen viele Tausende von Arten und werden je nach Autor in etwa 6 bis 50 Ordnungen gegliedert. (Abb. 36, S. 68)

Unterklasse Sarcopterygii. Formen mit fleischigen Flossen, manchmal Chonichthyes genannt.

Ordnung Crossopterygii. Räuberische Formen, Oberkiefer nicht fest mit dem Hirnschädel verbunden.

† **UNTERORDNUNG RHIPIDISTIA.** Paläozoische Vorfahren der Tetrapoden. (Abb. 29 A, S. 61)

UNTERORDNUNG COELACANTHIFORMES. Aberrante marine Fischgruppe, zu der als rezenter Vertreter *Latimeria* gehört. (Abb. 29 B, S. 61)

Ordnung Dipnoi. Lungenfische. Paläozoische bis rezente Molluskenfresser, Oberkiefer mit dem Hirnschädel vereinigt, bei den meisten Formen große Zahnplatten ausgebildet. (Abb. 30, S. 62)

Klasse Amphibia

Tetrapoden, aber ohne Ausbildung von Eihüllen. (Abb. 39, S. 71)

† **Unterklasse Labyrinthodontia.** Primitive Amphibien, bei denen die Centra der Wirbel aus Pleurocentra und Intercentra gebildet werden.

Ordnung Ichthyostegalia. Ältestmögliche Formen aus dem späten Devon und dem Mississippian, Schwanz noch ähnlich dem Schwanz der Fische. (Abb. 41 A, S. 73)

Ordnung Temnospondyli. Große Amphibien, allgemein verbreitet im Karbon, im Perm und in der Trias. Das Intercentrum ist größer als das Pleurocentrum. (Abb. 41 B, S. 73)

Ordnung Anthracosauria. Verhältnismäßig seltene paläozoische Amphibien, bei denen das Pleurocentrum größer ist als das Intercentrum. Die Gruppe schließt die Vorfahren der Reptilien ein. (Abb. 41 D, S. 73)

† **Unterklasse Lepospondyli.** Paläozoische Formen, bei denen die Centra der Wirbel von einem einzigen, oft spulenförmigen Skeletelement gebildet werden.

Ordnung Aistopoda. Extremitätenlose, schlangenähnliche Amphibien. (Abb. 40 A, S. 72)

Ordnung Nectridea. Salamanderähnliche Formen, einige mit „Hörnern“. (Abb. 40 C, S. 72)

Ordnung Microsauria. Noch salamanderähnlicher als die Nectridea. (Abb. 40 B, S. 72)

Ordnung Lysorophia. Formen mit reduzierten Gliedmaßen und stark modifiziertem Schädel.

Unterklasse Lissamphibia. Rezente, „glatthäutige“ Amphibien.

Ordnung Anura. Frösche und Kröten. Extremitätenbau auf hüpfende Fortbewegung spezialisiert, Rumpf verkürzt.

Ordnung Urodela. Salamander und Molche. An sich mit einfacher (primitiver) Körperform, aber in vielen Merkmalen rückgebildet.

Ordnung Gymnophiona. Wurmähnliche, grabende Formen der Tropen, auch **Apoda** genannt.

Klasse Reptilia

Amnioten, denen die evoluierten Merkmale der Vögel und der Säuger (z. B. Federn bzw. Haare) fehlen. (Abb. 42, S. 76)

Unterklasse Anapsida. Formen ohne Schläfenfenster.

† **Ordnung Cotylosauria.** Archaische „Stammreptilien“ aus dem späten Paläozoikum und der Trias. (Abb. 43 A, S. 77)

Ordnung Testudines. Schildkröten, mit einem Hautknochenpanzer, auch als **Chelonina** oder **Testudinata** bezeichnet. (Abb. 43 B, C, S. 77)

Unterklasse Lepidosauria. Primitive diapside Reptilien, ohne die für die Archosauria typischen Spezialisierungen.

† **Ordnung Eosuchia.** Ancestrale Diapsiden aus dem Perm und der Trias.

Ordnung Rhynchocephalia. Rezentere Vertreter: *Sphenodon* in Neuseeland und fossile Verwandte. (Abb. 46 A, S. 80)

Ordnung Squamata. Formen mit reduziertem Jochbogen.

UNTERORDNUNG LACERTILIA. Eidechsen. Primitive und sehr vielgestaltige Formen, zahlreiche ohne Extremitäten. (Abb. 46 B, S. 80)

UNTERORDNUNG AMPHISBAENIA. Spezialisierte, gewöhnlich gliedmaßenlose, grabende Formen. (Abb. 46 C, S. 80)

UNTERORDNUNG SERPENTES. Schlangen. Extremitätenlose Formen. (Abb. 46 D, S. 80)

Unterklasse Archosauria. „Herrschende“ Gruppe der Reptilien. Diapside Temporalregion, gewöhnlich mit zusätzlichen Schädelfenstern, z. T. mit Spezialisierungen, die zu einer bipeden Lebensweise hinführen. (Abb. 47, S. 82)

† **Ordnung Thecodontia.** In der Trias lebende Vorfahren der Dinosaurier, der Vögel und anderer Formen. (Abb. 48 A, S. 83)

Ordnung Crocodylia. Krokodile und Alligatoren. Amphibisch lebende Nachfahren der primitiven Archosaurier. (Abb. 48 B, S. 83)

† **Ordnung Pterosauria.** Fliegende Reptilien des Mesozoikums, mit Flughäuten, oft Pterodactyla genannt. (Abb. 48 E, S. 83)

† **Ordnung Saurischia.** „Reptilienähnliche“ Dinosaurier mit dreistrahligen Becken. (Abb. 48 C, S. 83)

UNTERORDNUNG THEROPODA. Bipede, carnivore Dinosaurier.

UNTERORDNUNG SAUROPODOMORPHA. Die größten herbivoren quadrupeden Saurier.

† **Ordnung Ornithischia.** „Vogelähnliche“ Dinosaurier mit vierstrahligen Becken, alle herbivor. (Abb. 48 D, S. 83)

UNTERORDNUNG ORNITHOPODA. Bipede, ungepanzerte Formen.

UNTERORDNUNG STEGOSAURIA. Quadrupede Dinosaurier mit mächtigen Panzerplatten am Rücken.

UNTERORDNUNG ANKYLOSAURIA. Andere Gruppe ebenfalls gepanzierter Dinosaurier.

UNTERORDNUNG CERATOPSIA. Gehörnte Dinosaurier, ähnlich den Nashörnern.

† **Unterklasse Euryapsida.** Verschiedene, möglicherweise nicht näher verwandte Reptilien mit einem hoch in der Temporalregion gelegenen Schläfenfenster. Die systematische Gliederung der Gruppe ist derzeit umstritten, Synonyme sind **Parapsida** und **Synaptosauria**.

Ordnung Araucoscelidia. Verschiedene, wenig bekannte, meist eidechsenähnlichen Reptilien, auch **Protorosauria** genannt. (Abb. 45 A, S. 79)

Ordnung Sauropterygia. Plesiosaurier und ihre Verwandten. Marine mesozoische Reptilien, die mit Hilfe ihrer zu kräftigen „Flossen“ umgewandelten Gliedmaßen schwimmen konnten. (Abb. 45 C, S. 79)

Ordnung Placodontia. Gepanzerte marine Molluskenfresser der Trias. (Abb. 45 B, S. 79)

Ordnung Ichthyosauria. Ichthyosaurier mit ähnlichen Anpassungen an die marine Lebensweise wie die Delphine unter den Säugetieren. (Abb. 45 D, S. 79)

† **Unterklasse Synapsida.** Säugerähnliche Reptilien mit einem einzigen seitlichen Schläfenfenster jederseits.

Ordnung Pelycosauria. Primitive Formen aus dem Karbon und dem Perm, oft den Cotylosauria recht ähnlich, aber mit einem temporalen Fenster. (Abb. 52 A, S. 90)

Ordnung Therapsida. Evoluiertere, vielfach den Säugetieren schon recht ähnliche Reptilien aus dem späten Perm und der Trias. (Abb. 52 B, S. 90)

Klasse Aves

Vögel. Geflügelte Abkömmlinge der Archosauria mit Federn und Warmblütigkeit.

† **Unterklasse Archaeornithes.** *Archaeopteryx*, „Ur“vogel aus dem Jura, besitzt im Grunde ein Reptilienskelet und Federn. (Abb. 49 A, S. 86)

Unterklasse Neornithes. Alle anderen Vögel mit „modernisiertem“ Skelet. (Abb. 51, S. 88)

† **Überordnung Odontognathae.** Zahntragende Vögel der Kreidezeit. *Hesperornis*, ein Schwimmvogel, besaß sicher Zähne, für *Ichthyornis* ist dies dagegen nach neueren Untersuchungen mehr als zweifelhaft. (Abb. 49 B, S. 86)

Überordnung Palaeognathae. Straußähnliche Vögel oder Ratiten, gewöhnlich mit rückgebildeten Flügeln und einem verhältnismäßig primitiven Skelet. Wahrscheinlich handelt es sich nicht um eine natürliche Gruppe. (Abb. 50, S. 87)

Überordnung Neognathae. Alle übrigen Vögel, die in einer beträchtlichen Zahl Ordnungen zusammengefaßt werden, in den meisten anatomischen Merkmalen aber alle ziemlich ähnlich sind.

Klasse Mammalia

Tiere mit Haarkleid, Jungen werden gesäugt, der Unterkiefer besteht jederseits nur aus einem einzigen Knochen. (Abb. 53, S. 93)

Unterklasse Prototheria. Primitive Säugetiere, definiert durch bestimmte Schlüsselmerkmale, z. B. kleines Alisphenoid, keine trituberkulären Zähne.

Zwischenklasse Allotheria. Formen mit breitem Hirnschädel, Jugale fehlt.

Ordnung Monotremata. Schnabeltier und Schnabeligel des australischen Kontinents.

† **Ordnung Multituberculata.** Primitive, aber aberrante Säuger aus Jura bis Eozän, in ihrer Lebensweise vielleicht den späteren Nagetieren vergleichbar.

† **Zwischenklasse Eotheria.**

Ordnung Triconodonta. } Verschiedene, wenig bekannte, kleine,
Ordnung Docodonta. } primitive Säugetiere.

Unterklasse Theria. „Normale“ Säugetiere mit gut ausgebildetem Alisphenoid.

† **Zwischenklasse Patriotheria.** Kleine, primitive, ancestrale Formen.

Ordnung Symmetrodonta. Formen mit primitiven Zähnen.

Ordnung Pantotheria. Formen mit trituberkulären Zähnen, Vorfahren der höheren Säugetiere.

Zwischenklasse Metatheria.

Ordnung Marsupialia. Beuteltiere. Die Jungen werden lebend, aber in einem unreifen Zustand geboren. (Abb. 54, S. 94)

UNTERORDNUNG POLYPROTODONTA. Primitive, hauptsächlich carnivore Formen. U. a. das amerikanische Opossum und viele australische Beuteltiere.

UNTERORDNUNG PERAMELIDA. Beuteldachse, australische omnivore Formen.

UNTERORDNUNG CAENOLESTOIDEA. Carnivore südamerikanische Beutler, großenteils ausgestorben.

UNTERORDNUNG DIPROTODONTA. Herbivore australische Formen wie die Wombats und die Känguruhs.

Zwischenklasse Eutheria. Höhere Säugetiere, mit einer leistungsfähigen Placenta. (Abb. 55, S. 95)

Ordnung Insectivora. Primitive Eutheria, gewöhnlich klein und – wie der Name sagt – Insektenfresser.

UNTERORDNUNG PROTEUTHERIA. Sehr primitive ausgestorbene Formen und wenige rezente Gruppen, darunter die Tupaia. (Abb. 56 A, S. 96)

UNTERORDNUNG MACROSCELIDEA. Die Rüsselspringer Afrikas, darunter die Elefantenspitzmaus. (Abb. 56 B, S. 96)

UNTERORDNUNG DERMOPTERA. „Flattermaki“ oder Pelzflatterer oder Hundskopfgleiter.

UNTERORDNUNG LIPOTYPHILA. Maulwürfe, Spitzmäuse, Igel und Verwandte. (Abb. 56 C, D, F, S. 96)

UNTERORDNUNG ZALAMBODONTA. Eine kleine Insektivorengruppe mit einem eigenwilligen Kronenmuster der Molaren. Dazu gehören die Schlitzrüssler, die Tenreks, die Otterspitzmäuse und die Goldmulle. (Abb. 56 E, S. 96)

† **Ordnung Tillodontia.** Große, frühe und aberrante Herbivoren.

† **Ordnung Taeniodonta.** Sehr große archaische, in gewisser Weise nagerähnliche Formen.

Ordnung Chiroptera. Fledermäuse, die einzigen wirklich fliegenden Säugetiere.

UNTERORDNUNG MEGACHIROPTERA. Flughunde, weitgehend Fruchtfresser.

UNTERORDNUNG MICROCHIROPTERA. Kleinfledermäuse.

Ordnung Primates. (Abb. 57, S. 98)

† UNTERORDNUNG PLESIAPOIDEA. Frühe tertiäre, noch wenig bekannte Formen mit Anpassungen ähnlich wie bei den Nagetieren.

UNTERORDNUNG LEMUROIDEA. Lemuren und Verwandte.

UNTERORDNUNG TARSOIDEA. *Tarsius* (Koboldmaki) und ausgestorbene Verwandte, die eine Zwischenstellung zwischen den Lemuren und den Affen einnehmen.

UNTERORDNUNG PLATYRRHINI. Südamerikanische (Neuwelt-)Affen, mit nach seitwärts gerichteten Nasenöffnungen.

FAMILIE CALLITHRICIDAE. Krallenäffchen.

FAMILIE CEBIDAE. Typische Neuweltaffen.

UNTERORDNUNG CATARRHINI. Altweltaffen einschließlich Menschenaffen und Mensch; Nasenöffnungen abwärts gerichtet.

FAMILIE CERCOPITHECIDAE. Altweltaffen (Meerkatzen-Verwandte).

FAMILIE SIMIDAE. Menschenaffen.

FAMILIE HOMINIDAE. Mensch.

Eine von dieser Darstellung etwas abweichende, gut begründete, moderne taxonomische Gliederung der rezenten Primaten, der sich der Bearbeiter der deutschen Ausgabe dieses Buches anschließen möchte, gibt FIEDLER in „Primatologia“, Bd. 1, 1956. Er unterscheidet:

Ordnung Primates.

UNTERORDNUNG PROSIMIAE. Halbaffen.

ZWISCHENORDNUNG TUPAIIFORMES.

- ZWISCHENORDNUNG LEMURIFORMES.
 - ZWISCHENORDNUNG LORISIFORMES.
 - ZWISCHENORDNUNG TARSHIFORMES.
 - UNTERORDNUNG SIMIAE. Affen.
 - ZWISCHENORDNUNG PLATYRRHINA. Breitnasenaffen.
 - FAMILIE CEBIDAE. „Typische“ Neuweltaffen.
 - FAMILIE CALLITHRICIDAE. Krallenäffchen.
 - ZWISCHENORDNUNG CATARRHINA. Schmalnasen-, Altweltaffen.
 - FAMILIE CERCOPITHECIDAE. Hundsaffen.
 - FAMILIE HYLOBATIDAE. Gibbons.
 - FAMILIE PONGIDAE. Menschenaffen i. e. S.
 - FAMILIE HOMINIDAE. Mensch.
-

† **Ordnung Creodonta.** Archaische Carnivoren.

UNTERORDNUNG DELTATHERIDA. Kleine, insectivorenähnliche Tiere.

UNTERORDNUNG HYAENODONTIA. Große carnivore Formen.

Ordnung Carnivora. „Echte“ Raubtiere. (Abb. 58, S. 100)

UNTERORDNUNG FISSIPEDIA. Terrestrische Carnivoren.

† ZWISCHENORDNUNG MIACOIDEA. Vorfahren der modernen terrestrischen Raubtiere.

ZWISCHENORDNUNG AELUROIDEA (FELOIDEA). Katzenartige.

FAMILIE VIVERRIDAE. Schleichkatzen: Zibeth- und Ginsterkatzen, Palmenroller, Mangusten; Fossa (*Cryptoprocta*).

FAMILIE HYAENIDAE. Hyänen.

FAMILIE FELIDAE. Katzen, Löwe, Tiger, Leopard u. a.

ZWISCHENORDNUNG ARCTOIDEA (CANOIDEA). Hundartige.

FAMILIE MUSTELIDAE. Altertümliche Gruppe. Raubmarder (Wiesel, Iltis, Marder, Nerze), Skunke, Dachse, Otter usw.

FAMILIE CANIDAE. Hunde, Wölfe, Füchse.

FAMILIE PROCYONIDAE. Waschbär und Verwandte, Wickelbären und Altwelt-Kleinbären (Kleiner Panda und Bambusbär).

FAMILIE URSIDAE. Bären.

UNTERORDNUNG PINNIPEDIA. Marine Carnivoren: Ohrenrobben (u. a. Seelöwen), Seehunde (dazu gehört auch der See-Elefant) und Walroß.

† **Ordnung Condylarthra.** Primitive Formen, wahrscheinlich die Vorfahren der Ungulaten und ihrer Verwandten. (Abb. 59 A, S. 102)

† **Ordnung Pantodonta.**

† **Ordnung Dinocerata.**

† **Ordnung Embrithopoda.**

† **Ordnung Notoungulata.**

UNTERORDNUNG NOTIOPROGONIA.

UNTERORDNUNG TOXODONTIA.

UNTERORDNUNG TYPOTHERIA.

† **Ordnung Xenungulata.**

† **Ordnung Pyrotheria.**

† **Ordnung Astrapotheria.**

† **Ordnung Litopterna.**

Die Vertreter dieser Ordnungen sind ganz allgemein archaische Ungulaten im weitesten Sinn. Die ersten beiden Ordnungen waren weit über die nördliche Hemisphäre verbreitet. Die Embrithopoda sind mit nur 1 Gattung aus dem Oligozän Ägyptens bekannt. Die übrigen Ordnungen sind z. T. recht formenreiche Gruppen aus Südamerika. (Abb. 59 B–E, S. 102)

Ordnung Hyracoidea. Klippschliefer Afrikas und Syriens (die „Kaninchen“ der Bibel). Sie sind in Erscheinung und Lebensweise den Kaninchen ähnlich, aber echte Ungulaten. Die Hyracoidea werden mit den beiden folgenden Ordnungen, mit denen sie näher verwandt sind, zu den Subungulaten zusammengefaßt, die ihren Ursprung wahrscheinlich in Afrika hatten.

Ordnung Proboscidea. Elefanten und ihre fossilen Verwandten.

† **UNTERORDNUNG MOERITHERIOIDEA.** Frühe afrikanische Verwandten der Elefanten.

UNTERORDNUNG EUELEPHANTOIDEA. Elefanten, Mammuts und Mastodonten.

† **UNTERORDNUNG DEINOTHERIOIDEA.** Elefantenähnliche Formen mit zwei rückwärts gekrümmten Stoßzähnen im Unterkiefer, Oberkieferstoßzähne fehlen.

Ordnung Sirenia. Seekühe: Trichechus (*Manatus*) und Dugong (*Halicore*), ein aquatiler Sproß aus dem Stamm der Ungulaten.

† **Ordnung Desmostylia.** Verwandte der Sirenen.

Ordnung Perissodactyla. Unpaarzehige Ungulaten. (Abb. 60, S. 103)

UNTERORDNUNG HIPPO MORPHA. Pferde, Esel, Zebras und ihre fossilen Verwandten, einschließlich der Titanotheria, großen, plumpen, gehörnten Ungulaten.

† **UNTERORDNUNG ANCYLOPODA.** Chalicotherien, große, langbeinige Formen, generell pferdeähnlich, aber mit großen Hufkrallen.

UNTERORDNUNG CERATOMORPHA. Tapire und Nashörner.

Ordnung Artiodactyla. Paarzehige Ungulaten. (Abb. 61, S. 104)

† **UNTERORDNUNG PALAEODONTA.** Früheste und primitivste fossile Artiodactyla.

UNTERORDNUNG SUINA. Verhältnismäßig primitive Typen mit einfachem Magen; zu dieser Gruppe gehören neben mehreren ausgestorbenen Familien die folgenden rezenten Familien:

FAMILIE SUIDAE. Schweine der Alten Welt.

FAMILIE DICOTYLIDAE (= TAYASSUIDAE). Pekaris (Nabelschweine) der Neuen Welt.

FAMILIE HIPPOPOTAMIDAE. Flußpferde.

UNTERORDNUNG RUMINANTIA. Wiederkäuer mit einem mehrkammerigen Magen und selenodonten Zähnen.

ZWISCHENORDNUNG TYLOPODA. Primitive Wiederkäuer. Zu ihnen gehören außer früh ausgestorbenen Familien:

FAMILIE CAMELIDAE. Kamele, Lamas.

† FAMILIE OREODONTIDAE: Kurzbeinige Ruminantier, die in reicher Zahl in den fossilführenden Ablagerungen Nordamerikas gefunden wurden.

ZWISCHENORDNUNG PECORA. Evoluiertere Ruminantia, meist mit Gehörn oder Geweih. Dazu gehören, von ausgestorbenen Formen abgesehen:

FAMILIE TRAGULIDAE. Zwergmoschustiere. Kleine, horn- und geweihlose, hirschähnliche Paarhufer der Tropen der Alten Welt.

FAMILIE CERVIDAE. Hirsche und Hirschverwandte.

FAMILIE GIRAFFIDAE. Giraffen und das Okapi Afrikas.

FAMILIE ANTILOCAPRIDAE. Amerikanischer Gabelbock.

FAMILIE BOVIDAE. Rinderfamilie, hauptsächlich Formen der

Alten Welt. Dazu gehören u. a. echte Rinder, Büffel, Wisent, der amerikanische Bison, Schafe, Ziegen und zahlreiche Antilopenarten.

Ordnung Edentata. Sogenannte „Zahnlose“, die sich in Südamerika entwickelten, auch als *Xenarthra* bezeichnet.

UNTERORDNUNG PILOSA. Behaarte Edentaten.

† ZWISCHENORDNUNG GRAVIGRADA. Ausgestorbene Erdfaultiere.

ZWISCHENORDNUNG TARDIGRADA. FAMILIE BRADYPODIDAE. Baumfaultiere.

ZWISCHENORDNUNG VERMILINGUA. FAMILIE MYRMECOPHAGIDAE. Südamerikanische Ameisenbären.

UNTERORDNUNG LORICATA. Edentaten mit einem Panzer aus Knochenplättchen.

FAMILIE DASYPODIDAE. Gürteltiere.

† FAMILIE GLYPTODONTIDAE. Ausgestorbene Riesengürteltiere.

Ordnung Tubulidentata. Erdferkel Afrikas. Sie ernähren sich zwar ebenfalls von Termiten, doch sind sie mit den beiden vorgenannten Unterordnungen nicht verwandt. Sie stehen vielmehr den primitiven Ungulaten nahe und werden zusammen mit den *Condylarthra* und anderen fossilen Ordnungen in die Überordnung **Protungulata** einge-
reicht.

Ordnung Pholidota. Schuppentiere (Pangoline) der Alten Welt. Sie sind zwar auch ameisenfressende Säugetiere, aber den Tubulidentaten und Edentaten nicht näher verwandt.

Ordnung Cetacea. Wale, Tümmler, Delphine. Die beiden rezenten Unterordnungen weisen möglicherweise einen diphyletischen Ursprung auf.

† UNTERORDNUNG ARCHAEOCETI. Urwale mit vielen Primitivmerkmalen. Ob sie die Ahnformen der beiden rezenten Unterordnungen darstellen, ist fraglich.

UNTERORDNUNG ODONTOCETI. Zahnwale: u. a. Pottwale, Narwal, Delphine, Tümmler und Flußdelphine.

UNTERORDNUNG MYSTICETI. Bartenwale.

Ordnung Rodentia. Nagetiere (mit Ausnahme der Hasenartigen). Ihre Klassifikation ist außerordentlich schwer verständlich. Die hier gegebene Einteilung ist konservativ und stark vereinfacht.

UNTERORDNUNG PROTROGOMORPHA. Primitive fossile Stammgruppe, rezent nur durch die Art *Aplodontia* (Stummelschwanzhörnchen, auch Bergbiber genannt, jedoch nicht mit dem Biber verwandt) vertreten.

UNTERORDNUNG SCIUROMORPHA. Eichhörnchen, Marmeltiere, Ziesel, Taschenratten, Taschenmäuse und andere Nager.

UNTERORDNUNG CAVIOMORPHA. Meerschweinchen und viele andere südamerikanische Nagetiere, Stachelschweine.

UNTERORDNUNG MYOMORPHA. Ratten, Mäuse, Hamster, Schläfer und andere.

Ordnung Lagomorpha. Hasenartige. Hasen, Kaninchen, Pfeifhasen. Die Lagomorphen besitzen zwar ebenfalls Nagezähne; sie haben sich jedoch sehr früh von dem zu den eigentlichen Nagetieren führenden Entwicklungszweig getrennt und müssen als eigene Ordnung angesprochen werden.

Anhang 2: Anatomische Fachausdrücke

In die anatomische Terminologie wurden für Körperteile und Organe, die schon bei den Römern bzw. Griechen einen bestimmten Namen trugen, die dafür üblichen lateinischen bzw. griechischen Bezeichnungen übernommen. Für zahlreiche andere Gebilde mußten neue Fachausdrücke eingeführt werden. Hierbei wurden (1) Bezeichnungen aus dem klassischen Latein oder Griechisch herangezogen, die den betreffenden Teil des Organismus in geeigneter Form beschreiben, oder (2) durch die Kombination griechischer oder lateinischer Wortstämme neue, zusammengesetzte Termini gebildet. Die Studenten versuchen vielfach, die anatomischen Namen und die gebräuchlichen Fachausdrücke lediglich auswendig zu lernen, ohne ihre Bedeutung zu verstehen. Dies führt natürlich nur zu einer Anhäufung von geistigem Ballast, der keinerlei Nutzen bringt. Wir haben deshalb hier – als Hilfe zum Verständnis – eine Reihe von Wortstämmen zusammengestellt, aus denen verschiedene Bezeichnungen der deskriptiven Anatomie und zahlreiche zusammengesetzte Fachausdrücke gebildet wurden. Wie wir sehen werden, sind einige der von den Anatomen geschaffenen Namen ziemlich ungewöhnlich oder sehr weit hergeholt; manche Termini erscheinen nicht gerade sehr glücklich gewählt. Die folgende Liste soll natürlich kein Fachwörterbuch und keine Etymologie ersetzen. Sie ist auch keineswegs vollständig; z. B. fehlen weitgehend die gebräuchlichen Termini des Skelet- und Muskelsystems. Die meisten in diesem Buch benutzten Fachbezeichnungen sind im Text näher definiert und erläutert. Eine ausführlichere etymologische Ableitung der anatomischen Namen und Fachausdrücke sowie eine Erklärung der Begriffe findet der Leser in entsprechenden Fachwörterbüchern⁴⁴. (Abkürzungen: F. = Französisch; G. = Griechisch; L. = Lateinisch; NL. = „Neu“lateinisch; Sp. = Spanisch.)

A-, AB, L. Vorsilbe, die eine räumliche (oder zeitliche) Trennung ausdrückt; von...weg

ABDOMEN, L. *abdomen*, *abdominis*, Bauch, Wanst

ABDUCENS, L. *ab*, weg + *ducens*, führend; von *ducere*, führen

ABDUCTOR, L. *ab*, weg + *ducere*, führen

ACCESSORIUS, L. hinzukommend, von *accedere*, hinzukommen

ACETABULUM, L. *acetabulum*,

Essigschälchen; von *acetum*, Essig

ACOEL, G. *a*, nicht + *koilos*, hohl

ACRANIA, G. *a*, ohne + *krania*, Köpfe (Sing. *kranion*, Schädel)

ACRODONT, G. *akron*, Höhe oder äußerstes Ende + *odous*, Zahn

ACROMION, G. *akron*, Höhe oder äußerstes Ende + *omos*, Schulter

ACTINO-, G. *aktis*, Strahl

⁴⁴ Genannt seien hier: ZIEGLER, H. E., und E. BRESLAU, Zoologisches Wörterbuch, Verlag Fischer, Jena, 1927; WERNER, CL. F., Wortelemente lateinisch-griechischer Fachausdrücke in der Biologie, Zoologie und vergleichenden Anatomie, Akadem. Verlagsgesellschaft Leipzig, 1956; FALLER, A., Die Fachwörter der Anatomie, Histologie und Embryologie. Ableitung und Aussprache. Begr. von H. TRIEPEL, H. STIEVE und R. HERRLINGER, 29. Aufl., Verlag Bergmann München, 1978.

- ACUSTICUS, G. *akoustikos*, das Hören betreffend
- AD, L. Vorsilbe: zu, nach, an, bei
- ADDUCTOR, L. *ad*, heran + *ducere*, führen
- ADRENAL-, L. *ad*, bei + *renes*, Nieren
- ALISPHENOID, L. *ala*, Flügel + G. *sphen*, Keil + G. *eidos*, Gestalt
- ALLANTOIS, G. *allas*, Wurst + *eidos*, Gestalt
- ALVEOLUS, L. *alveolus*, kleine Mulde, Höhlung
- AMBIGUUS, L. *ambiguus*, nach zwei Seiten neigend, schwankend
- AMNION, G. *amnion*, Schafhaut, Embryonalhülle
- AMPHI, G. Vorsilbe: auf beiden Seiten, rings herum, doppelt
- AMPHIBIA, G. *amphi*, doppelt + *bios*, Leben
- AMPHICOEL, G. *amphi*, doppelt + *koilos*, hohl
- AMPHIOXUS, G. *amphi*, beiderseits + *oxys*, scharf
- AMPHISTYLIE, G. *amphi*, doppelt + *stylos*, Säule
- AMPULLA, L. *ampulla*, Flasche oder in der Mitte ausgebauchtes Gefäß
- A-, AN, G. Vorsilbe (alpha privativum): ohne, nicht (Verneinung)
- ANA, G. Vorsilbe: heran, hinauf, hindurch, wiederholt, Verstärkung einer Bedeutung
- ANALOGIE, G. *ana*, entsprechend, in Übereinstimmung mit + *logos*, Vernunft; daher: angemessen, im richtigen Verhältnis
- ANAMNIA, G. *an*, ohne + *amnion*, Schafhaut, Embryonalhülle
- ANAPSID, G. *an*, ohne + *apsis*, Bogen, Verknüpfung
- ANASTOMOSIS, G. *anastomosein*, eine Mündung herstellen, zur Vereinigung bringen
- ANDRO-, G. *andros*, Mann
- ANKYLOSE, G. *ankylosis*, Versteifung eines Gelenks
- ANNULUS, L. sprachlich nicht korrektes Deminutiv von *anus*, Ring; richtiger ist *anulus*, kleiner Ring
- ANURA, G. *an*, ohne + *oura*, Schwanz
- ANUS, L. *anus*, Ring; in übertragenem Sinn: After
- APO, G. Vorsilbe: ab, weg, von
- APODA, G. *a*, ohne + *poda*, Füße (Sing. *pous*, *podos*, Fuß)
- APONEUROSIS, G. *apo*, von + *neuron*, Sehne
- APOPHYSE, G. *apo*, von...weg, ab + *physis*, Wuchs
- APPENDIX, L. *appendix*, Anhängsel, von *appendere*, herabhängen
- APSID, G. Nachsilbe: von *apsis*, Verknüpfung, Bogen
- ARACHNOIDEA, G. *arachne*, Spinne + *eidos*, Gestalt
- ARCH-, ARCHI, G. *archi*, Ur-, Anfang
- ARCHENTERON, G. *archi*, Ur- + *enteron*, Darm
- ARCHIPALLIUM, G. *archi*, Ur- + L. *pallium*, Mantel
- ARCHIPTERYGIUM, G. *archi*, Ur- + *pterygion*, kleiner Flügel
- ARCUALIA (pl.), L. *arcualis*, bogenförmig; nach *arcus*, Bogen
- ARRECTOR, L. *arrigere*, aufrichten
- ARYTAENOID, G. *arytaina*, Gießbecken, Schöpfgefäß + *eidos*, Gestalt
- ASTRAGALUS, G. *astragalos*, Sprungbein, das als Würfel = Knöchel benutzt wurde
- ATRIUM, L. *atrium*, Vorraum, Vorhof, Vorhalle
- AUDITUS, L. *audire*, hören
- AURICULA, L. Deminutiv von *auris*, Ohr
- AUTO-, G. Vorsilbe: *autos*, selbst
- AUTONOMIE, G. *autos*, selbst + *nomos*, Gesetz
- AUTOSTYLIE, G. *autos*, selbst + *stylos*, Säule, Pfeiler
- AXIAL, L. *axis*, Achse (eines Rades)
- AZYGOS, G. *a*, nicht + *zygon*, Joch; daher: unpaar
- BASAL, G. *basis*, *baseos*, Schritt, Fuß, Grundlage; L. *basis*, Sockel
- BASI-, L. Vorsilbe: zur Basis gehörend
- BASIBRANCHIALE, L. *basis*, Sockel + G. *branchia*, Kiemen
- BASIHYOID, L. *basis*, Sockel + G. *hyoeidos*, Y-förmig
- BI-, L. Vorsilbe: zwei, zweifach, doppelt
- BICEPS, L. *bis*, zwei + *caput*, Kopf

BILATERAL, L. *bis*, zwei + *latus*, Seite
 BLASTO-, G. Vorsilbe: *blastos*, Knospe, Keim, Sproß
 BLASTOCOEL, G. *blastos*, Keim + *koilos*, hohl
 BLASTODERM, G. *blastos*, Keim + *derma*, Haut
 BLASTODISCUS, G. *blastos*, Keim + *diskos*, runde Platte, Wurfscheibe
 BLASTOMERE, G. *blastos*, Keim + *meros*, Teil
 BLASTOPORUS, G. *blastos*, Keim + *porus*, Durchgang, Öffnung
 BLASTULA, L. Deminutiv von G. *blastos*, Keim
 BRACHIALIS, L. zum Arm (*brachium*) gehörend
 BRACHIUM (pl. -IA), L. *brachium*, Arm, speziell Vorderarm
 BRACHY-, G. Vorsilbe: von *brachys*, kurz, klein
 BRANCHIA, G. *branchia* (pl.) Kiemen, L. *branchiae*, Kiemen
 BRANCHIALIS, L. zu den Kiemen (*branchiae*) gehörend
 BRANCHIOSTEGAL, G. *branchia*, Kiemen + *stegein*, bedecken
 BRANCHIOSTOMA, G. *branchia*, Kiemen + *stoma*, Mund
 BRONCHUS, G. *bronchos*, Luftröhre; vor allem Endabschnitt der Luftröhre
 BUCCA, L. *bucca*, Wange
 BUCCALIS, L. zur Wange (*bucca*) gehörend
 BULBUS, L. *bulbus*, Zwiebel; G. *bulbos*, Zwiebel
 BULLA, L. *bulla*, Blase, Buckel
 BUNODONT, G. *bounos*, Hügel, Höcker + *odous*, Zahn
 BURSA, L. *bursa*, Beutel, Tasche
 CAECUM, L. *caecus*, -a, -um, blind
 CALCANEUS, L. *calx*, Ferse
 CALLOSUM, L. *callosus*, -a, -um, dickhäutig, schwielig
 CALYX (pl. CALICES) L. *calyx*, Becher, Kelch
 CANINUS, L. zum Hunde (*canis*) gehörend
 CAPILLUS, L. *capillus*, Haar
 CAPILLARIS, L. *capillaris*, zum Haare gehörend, haarartig

CAPITULUM, L. Deminutiv von *caput*, Kopf
 CAPUT (pl. CAPITA), L. *caput*, Kopf
 CARAPAX, NL. *carapax*, Knochen- oder Chitinbedeckung
 CARDIA, G. *kardia*, Herz, Gemüt
 CARDIACUS, G. *kardiakos*, zum Herzen gehörend
 CARDINALIS, L. zur Türangel (*cardo*, *cardinis*) gehörend
 CARINA, L. *carina*, Kiel, Kahn
 CARNIVOR, L. *caro*, *carnis*, Fleisch + *vorare*, verschlingen, fressen
 CARNOSUS, L. *carnosus*, fleischig
 CAROTIS, G. *karotikos*, tiefen Schlaf (*karos*), Schlagfluß verursachend
 CARPUS, G. *karpos*, Handwurzel
 CARTILAGO (pl.-AGINES), L. *cartilago*, Knorpel
 CAUDA, L. *cauda*, Schwanz
 CAUDALIS, L. zum Schwanz (*cauda*) gehörend
 CAVA, L. *cavus*, -a, -um, hohl
 CAVERNOSUS, L. von *caverna*, Höhle, Höhlung
 CENTRUM, G. *kentron* (L. *centrum*), Stachel, Mittelpunkt, Zirkel
 CEPHAL, G. *kephale*, Kopf
 CEPHALO-, G.
 in zusammengesetzten
 Bezeichnungen; *kephale*, Kopf
 CERATOBANCHIALE, G. *keras*, Horn, Geweih + *branchia*, Kiemen
 CERATOTRICHIA, G. *keras*, Horn + *thrix*, Haar
 CEREBELLUM, L. Deminutiv von *cerebrum*, Gehirn
 CEREBRUM, L. *cerebrum*, Gehirn
 CERK, G. *kerkos*, Schwanz
 CERVICALIS, L. zum Hals (*cervix*) gehörend
 CERVIX, L. *cervix*, Hals, Nacken
 CHIASMA, G. Kreuzung, nach der Figur des griechischen Buchstaben *chi*, X
 CHIRO-, G. *cheir*, Hand, Faust
 CHOANA (pl. -AE), G. *choane*, Trichter
 CHOLEDOCHUS, G. *chole*, Galle + *dechomai*, aufnehmen
 CHONDRICTHYES, G. *chondros*, Knorpel + *ichthys*, Fisch
 CHONDRO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *chondros*, Knorpel

- CHONDROBLAST, G. *chondros*, Knorpel
+ *blastos*, Knospe, Keim, Sproß
- CHONDROKLAST, G. *chondros*, Knorpel
+ *klastein*, zerbrechen
- CHORDA, G. *chorde*, Darm, Darmsaite,
Saite
- CHORION, G. *chorion*, Haut, Leder,
Riemen
- CHOROIDEA, G. *chorion*, Haut, Leder +
eidos, Gestalt
- CHROMAFFIN, G. *chroma*, Farbe + L.
affinis, verwandt
- CHROMATOPHOREN, G. *chroma*, Farbe
+ *pherein*, tragen
- CHROMOSOMA, G. *chroma*, Farbe +
soma, Körper
- CHYLUS, G. *chylos*, Saft, Brühe
- CHYMUS, G. *chymos*, Saft, Brühe
- CILIUM (pl. -IA), L. *cilium*,
Augenwimper, Augenlid
- CIRCUM-, L. Vorsilbe: um...herum, bei
- CLAVICULA, L. Deminutiv von *clavis*,
Schlüssel, Schloß
- CLEITHRUM, G. *kleithron*, Schloß, Riegel
- CLOACA, L. *cloaca*, Kloake, Abzugskanal
- CNEMIUS, G. *kneme*, Wade
- COCHLEA, L. *cochlea*, Schnecke; G.
kochlias, Schneckengehäuse
- COCCYS, G. *kokkys*, Kuckuck, Steißbein
(weil dieses dem Kuckucksschnabel
ähnlich sieht)
- COELIACUS, G. *koiliakos*, zur
Bauchhöhle gehörend; ursprünglich
bauchkrank
- COELOM, G. *koiloma*, Höhle
- COLON, L. *colon*, Dickdarm; G. *kolon*,
Glied des Körpers, Teil, Stück
- COLUMELLA, L. Deminutiv von *columna*,
Säule
- COLUMNA, L. *columna*, Säule, Pfeiler
- COMMISSURA, L. *commissura* (*cum* +
mittere) Verbindung
- CONCHA, G. *konche*, Muschel
- CONDYLUS, G. *kondylos*,
(Finger)knöchel, geballte Faust
- CONJUNCTIVA, L. *conjungere*, verbinden;
conjunctivus, verbindend
- CONSTRUCTOR, L. *constringere*,
zusammenziehen
- COPRODAEUM, G. *kopros*, Mist, Kot +
hodaïos, zu einem Weg gehörend
- CORACO-, G. *korax*, Rabe
- CORIUM, G. *chorion*, Haut, Leder; L.
corium, Fell, Haut, Leder
- CORNEA, L. *corneus*, hornig, hornartig
- CORNU, L. *cornu*, Horn (der Rinder)
- CORONA, L. *corona*, Kranz
- CORPUS, L. *corpus*, Körper
- CORTEX, L. *cortex*, Rinde, Kork, Schale
- CORTICALIS, L. zur Rinde (*cortex*)
gehörend
- COSMIN, G. *kosmos*, Ordnung
- COSTA, L. *costa*, Rippe
- COSTALIS, L. zur Rippe (*costa*)
gehörend
- CRANIALIS, G. zum Schädel (*kranion*)
gehörend
- CRANIUM, G. *kranion*, Schädel
- CRIBRIFORMIS, L. *cribrum*, Sieb +
forma, Gestalt
- CRICOIDEA, G. *krikos*, Ring, Reifen +
eidos, Gestalt
- CRISTA, L. *crista*, Kamm (am Kopf von
Tieren), Helmbusch
- CRUS (pl. CRURA), L. *crus*, Schenkel,
Schienbein, Bein
- CTENOID, G. *kteis*, *ktenos*, Kamm +
eidos, Gestalt
- CUNEIFORME, L. *cuneus*, Keil + *forma*,
Gestalt
- CUPULA, L. Pokal, Becher, Deminutiv
von *cupa*, Kufe, Tonne
- CUTIS, L. *cutis*, Haut
- CYCLOID, G. *kyklos*, Kreis + *eidos*,
Gestalt
- CYNO, G. *kyon*, Hund, Hündin
- CYSTIS, G. *kystis*, Tasche, Beutel
- DACTYL-, G. *dactylos*, Finger, Zehe
- DE, L. Vorsilbe: von...weg,
von...herab, von...her
- DECIDUUS, L. von *decidere*, abfallen
- DECUSSATIO, L. von *decussare*, kreuzen
(gebildet aus *decem*, zehn = X und *as*
= eine Münze)
- DEFERENS, L. *de*, herab, weg + *ferens*,
führend (*ferre*, tragen, führen)
- DENDRO-, G. *dendron*, Baum
- DENS, L. *dens*, *dentis*, Zahn
- DEPRESSOR, L. von *de*, herab + *primere*,
drücken
- DERMA, G. *derma*, Haut
- DERMATOM, G. *derma*, Haut + *tome*,
Abschnitt (*temnein*, schneiden)

- DI-, G. *dis*, zweimal, daher auch:
zweifach, doppelt
- DI-, DIA, G. Vorsilbe: durch, zwischen;
im Sinne von: „ver, zer, auseinander“
- DIAPHRAGMA, G. *diaphragma*,
Scheidewand, Trennwand
- DIAPHYSE, G. *dia*, zwischen + *physis*,
Wuchs
- DIAPHYSE, G. *dia*, zur Seite +
apophysis, Auswuchs
- DIAPSID, G. *di*, doppelt + *apsis*, Bogen,
Verknüpfung
- DIARTHROSE, G. *dia*, durch + *arthron*,
Glied
- DIASTEMA (pl. -MATA), G. *diastema*,
Zwischenraum
- DIENCEPHALON, G. *di*, zwischen +
enkephalon, Gehirn (*enkephalon* =
enkephalos), Adj. (das Mark *myelos*)
was im Kopfe ist
- DIGITUS, L. *digitus*, Finger, Zehe
- DIPHYCERK, G. *diphyes*, zweifach +
kerkos, Schwanz
- DIPLOSPONDYL, G. *diploos*, doppelt +
spondylos, Wirbel, Scharnier
- DIPNOI, G. *di*, zweifach + *pnein*, atmen
- DISTAL, L. von *distare*, entfernt sein
- DORSAL, L. zum Rücken (*dorsum*)
- DUCTUS, L. von *ducere*, führen
- DUODENUM, L. *duodeni* zwölf (bedeutet
zwölf Fingerbreiten)
- DURA, L. *durus*, -a, -um, hart, stark
- E-, EX-, L. Vorsilbe: aus, aus...heraus,
von...aus, von...her
- ECTEPICONDYLUS, G. *ektos*, außen + *epi*,
auf + *kondylos*, Knöchel
- EFFEKTOR, L. von *efficere*, herstellen,
ausführen
- EFFERENT, L. *ex*, aus + *ferre*, tragen,
führen
- EJACULATORIUS, L. *e*, aus + *jaculari*,
herausschleudern
- EK-, EKTO-, G. Vorsilbe: *ektos*, außen
- EKTODERM, G. *ektos*, außen + *derma*,
Haut
- ELASMO-, G. *elasma*, Platte, Wandung
- EMBOLOMER, G. *en*, hinein + *ballein*,
werfen + *meros*, Teil
- EN-, ENDO-, G. Vorsilbe: *endon*, innen,
nach innen, hinein
- ENDOCARD, G. *endon*, innen + *kardia*,
Herz
- ENCHONDRAL, G. *endon*, innen +
chondros, Knorpel
- ENDOKRIN, G. *endon*, hinein + *krinein*,
scheiden, sondern
- ENDOLYMPHE, G. *endon*, innen + L.
lympa, klares Wasser
- ENDOMETRIUM, G. *endon*, innen +
metra, Gebärmutter
- ENDONEURIUM, G. *endon*, innen +
neuron, Nerv, ursprünglich Sehne
- ENDOSKELET, G. *endon*, innen +
skeletos, Gerippe, eingetrockneter
Körper
- ENDOSTYL, G. *endon*, innen + *stylos*,
Säule, Pfeiler
- ENDOTHEL, G. *endon*, innen + *thele*,
Brustwarze
- ENTEPICONDYLUS, G. *entos*, innen + *epi*,
auf + *kondylos*, Knöchel
- ENTODERM, G. *entos*, innen + *derma*,
Haut
- ENZYM, G. *en*, innen + *zyme*, Sauerteig
- EPAXONISCH (= EPAXIAL), G. *epi*, auf,
über + *axon* (L. *axis*) Achse
- EPENDYM, G. *ependyma*, Überzug
- EPIBRANCHIALE, G. *epi*, auf, über +
branchia, Kiemen
- EPICARD, G. *epi*, auf, über + *cardia*,
Herz
- EPICONDYLUS, G. *epi*, auf, über, oberhalb
+ *kondylos*, Knöchel
- EPIDERMIS, G. *epi*, auf, über + *derma*,
Haut
- EPIDIDYMIS, G. *epi*, auf, über + *didymoi*,
Zwillinge, auch angewandt auf die
Hoden
- EPIGLOTTIS, G. *epi*, auf, über + *glotta*,
Zunge
- EPINEURIUM, G. *epi*,
auf, über + *neuron*, Nerv,
ursprünglich Sehne
- EPIPHYSE, G. *epi*, auf, über + *physis*,
Wuchs
- EPIPLOON, G. *epiploon*, Netz
- EPITHALAMUS, G. *epi*, auf, über +
thalamos, Gemach, Kammer
- EPITHEL, G. *epi*, auf, über + *thele*,
Brustwarze
- ERYTHROZYT, G. *erythros*, rot + *kytos*,
Höhlung, Zelle

- ETHMOID, G. *ethmos*, Seihetuch, Sieb + *eidos*, Gestalt
 EU-, G. Vorsilbe: normal, typisch, gut
 EURY-, G. *eury*s, breit, weit
 EVERTBRATA, L. *e*-Verneinung + *vertebra*, Wirbel, ursprünglich Gelenk
 EXKRETIION, L. *ex*, aus + *cernere*, scheiden, sondern
 EXOKRIN, G. *exo*, außen, draußen + *krinein*, scheiden, absondern
 EXTENSOR, L. *ex*, aus + *tendere*, strecken

 FACIALIS, L. von *facies*, Gesicht
 FALCIFORMIS, L. *falx*, Sichel + *forma*, Gestalt
 FALX, L. *falx*, Sichel
 FASCIA (pl. -AE), L. *fascia*, Binde, Band
 FENESTRA, L. *fenestra*, Fenster
 FER-, L. *ferre*, tragen
 FIBRA (pl. -AE), L. *fibra*, Faser
 FIBRILLE, NL. Deminutiv von *fibra*, Faser
 FIBULA, L. *fibula*, Schnalle, Spange
 FILOPLUMES, L. *filum*, Faden + *pluma*, Flaumfeder
 FILUM, L. *filum*, Faden
 FIMBRIA, L. *fimbria*, Faser, Franse
 FISSURA, L. *fissum*, Spalt, Einschnitt; von *findere*, spalten
 FLAGELLUM, L. Deminutiv von *flagrum*, Geißel
 FLEXOR, L. von *flectere*, beugen
 FLOCCULUS, NL. Deminutiv von *floccus*, Flocke
 FOLLIKEL, L. *folliculus*, kleiner Beutel, Säckchen, Bläschen
 FONTANELLE, F. kleine Quelle, Springbrunnen, von L. *fonticulus*, kleine Quelle
 FORAMEN, L. *foramen*, Bohrloch, Öffnung; von *forare*, durchbohren
 FORMIS, L. von *forma*, Gestalt
 FORNIX, L. *fornix*, Wölbung, Gewölbe, Bogen
 FOSSA, L. *fossa*, Graben, Grube; von *fodere*, graben
 FOVEA, L. *fovea*, kleine Grube
 FRONTAL, L. von *frons*, Stirn
 FUNDUS, L. *fundus*, Boden, Grund
 FUNICULUS, L. Deminutiv von *funis*, Seil, Strang.

 GAMETEN, G. *gametes*, Gatte
 GAN-, G. *ganos*, Glanz
 GANGLION, G. *ganglion*, knotige Anschwellung an einer Sehne oder einem Nerven
 GASTER, G. *gaster*, Bauch, Unterleib, Magen
 GASTRALIA (pl.), G. *gaster*, Bauch
 GASTROCNEMIUS, G. *gaster*, Bauch + *kneme*, Schienbein
 GASTRULA, NL. Deminutiv von G. *gaster*, Bauch, Magen
 GEN-, G. *gignomai*, entstehen, abstammen; *genos*, Abstammung, Gattung; *genesis*, Erzeugung
 GENICULUM, L. Deminutiv von *genus*, Knie
 GENITALIS, L. zur Zeugung gehörend; von *genere* (später *gignere*), zeugen
 GEO-, G. *ge*, Erde
 GERMINATIVUM, L. zum Keimen geeignet; von *germen*, Keim, Sproß, und *germinare*, hervorsprossen
 GLANS, L. *glans*, Eichel
 GLENOIDES, G. *glene*, Augapfel, flache Gelenkgrube + *eidos*, Gestalt
 GLIA, G. *glia*, Leim
 GLOMERULUS, L. Deminutiv von *glomus*, Knäuel
 GLOMUS (pl. GLOMERA), L. *glomus*, Knäuel
 GLOSSA, G. *glossa*, Zunge
 GLOSSOPHARYNGEUS, G. *glossa*, Zunge + *pharynx*, Schlund, Kehle
 GLOTTIS, G. *glottis*, zungenförmiges Mundstück einer Pfeife, Flöte
 GLUTAEUS, G. *gloutos*, Hinterbacken
 GNATHOS, G. *gnathos*, Kinnbacken, Kiefer
 GNATHOSTOMATA (pl.), G. *gnathos*, Kiefer + *stoma*, Mund, Maul
 GONADE, G. *gone*, Erzeugung, Geburt, Same
 GRAD, L. *gradi*, schreiten
 GRANULOZYT, L. Deminutiv von *granum*, Korn, Kern + G. *kytos*, Höhlung, Zelle
 GRANULOSUS, L. *granulosus*, körnerreich
 GRANULUM, L. Deminutiv von *granum*, Korn, Kern; *granulum*, kleines Korn
 GUANIN, Sp. *guano*, Kot der Seevögel, aus dem peruanischen *huanu*, Kot

GUANOPHOREN, Sp. *guano*, Kot, aus dem peruanischen *huanu*, Kot + G. *pherein*, tragen
 GUBERNACULUM, L. *gubernaculum*, Steuerruder
 GULA, L. *gula*, Schlund, Kehle
 GYMNO-, G. *gymnos*, bloß, nackt
 GYRUS (pl. GYRI), G. *gyros*, Windung
 HABENULA, L. Deminutiv von *habena*, Riemen, Schnur
 HAEMAL, G. von *haima*, Blut
 HAEMATOPSE, G. *haima*, *haimatos*, Blut + *poietikos*, schöpferisch
 HAEMOGLOBIN, G. *haima*, Blut + L. *globus*, Kugel, Ball
 HAEMOZYTOBLAST, G. *haima*, Blut + *kytos*, Höhlung, Zelle + *blastos*, Sproß, Keim
 HAMATUM, L. mit einem Haken (*hamus*) versehen
 HELICO-, G. *helix*, Spirale, gewunden
 HEMI-, G. Vorsilbe: halb
 HEMIBRANCHIE, G. *hemi*, halb + *branchia* (pl.) Kiemen; L. *branchia*, Kieme
 HEMICHORDATA, G. *hemi*, halb + *chorde*, Saite
 HEMIPENIS, G. *hemi*, halb + L. *penis*, männliches Glied, ursprünglich Schwanz
 HEMISPHERE, G. *hemi*, halb + *sphaira*, Kugel
 HEPAR, G. *hepar*, Leber
 HEPATICUS, G. *hepatikos*, zur Leber gehörend; von *hepar*, Leber
 HETERO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *heteros*, ein anderer, ungleich
 HETEROCERK, G. *heteros*, ungleich + *kerkos*, Schwanz
 HETEROCOEL, G. *heteros*, ungleich + *koilos*, hohl
 HETERODONT, G. *heteros*, ungleich + *odous*, Zahn
 HETEROTOPIE, G. *heteros*, ungleich + *topos*, Ort, Gegend
 HIPPOCAMPUS, G. *hippos*, Pferd + *kampos*, Seepferd (von *kampe*, gekrümmt)
 HISTOLOGIE, G. *histos*, Gewebe + *logos*, Lehre, Rede, Vernunft

HOLO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *holos*, ganz
 HOLOBLASTIER, G. *holos*, ganz + *blastos*, Keim
 HOLOBRANCHIER, G. *holos*, ganz + *branchia*, Kiemen
 HOLOCEPHALI, G. *holos*, ganz + *kephale*, Kopf
 HOLONEPHROS, G. *holos*, ganz + *nephros*, Niere
 HOLOSTEI, G. *holos*, ganz + *osteon*, Knochen
 HOMO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *homos*, gemeinsam, gleich, derselbe
 HOMOCERK, G. *homos*, gleich + *kerkos*, Schwanz
 HOMOIOTHERMIE, G. *homoios*, gleichartig, ähnlich (verwandt mit *homos*) + *thermos*, Wärme
 HOMOLECITHAL, G. *homos*, gleich + *lekithos*, Dotter
 HOMOLOGIE, G. *homos*, gleich + *logos*, Vernunft, Lehre
 HORMON, G. *hormaein*, antreiben, anregen
 HUMOR, L. *humor*, Feuchtigkeit, Flüssigkeit
 HYALIN, G. *hyalos*, Glas
 HYOIDES, G. *hyoeides*, dem Schriftzeichen des griechischen Buchstaben *y* ähnlich
 HYOMANDIBULARE, G. *hyo*, Y-ähnlich + L. *mandibula*, Kiefer
 HYOSTYLIE, G. *hyo*, Y-ähnlich + *stylos*, Säule, Pfeiler
 HYPAXONISCH (= *hypaxial*), G. *hypo*, unter + *axon* (L. *axis*), Achse
 HYPER-, G. Vorsilbe: *hyper*, über
 HYPO-, G. Vorsilbe: unter
 HYPOBRANCHIALE, G. *hypo*, unter + *branchia*, Kiemen
 HYPOGLOSSUS, G. *hypo*, unter + *glossa*, Zunge
 HYPOPHYSE, G. *hypo*, unter + *physis*, Wuchs
 HYPOTHALAMUS, G. *hypo*, unter + *thalamos*, Gemach, Kammer
 HYPSDONT, G. *hypsos*, Höhe + *odous*, Zahn
 HYPURALIA, G. *hypo*, unter + *oura*, Schwanz

ICHTHY-, G. *ichthys*, Fisch
 ILEUM, G. *eilein*, winden, krümmen
 IN, L. Vorsilbe, mit der Bedeutung von
 „nicht“ (Verneinung) oder von: in,
 in... hinein, innen, innerhalb, an, auf,
 nach, zu
 INCISIVUS, L. *incidere*, schneiden
 INCUS, L. *incus*, Amboß
 INDUKTOR, L. *inducere*, einführen,
 veranlassen
 INFRA-, L. Vorsilbe: unter, darunter
 INFRASPINATUS, L. *infra*, unter + *spina*,
 Dorn, Grat
 INFUNDIBULUM, L. *infundibulum*,
 Trichter
 INGUINAL-, L. von *inguen*, *inguinis*,
 Weiche, Leistengegend
 INTEGUMENT, L. *in*, über + *tegere*,
 decken, bedecken
 INTER-, L. Vorsilbe: zwischen,
 dazwischen
 INTERCALATUS, L. *intercalare*,
 einschalten
 INTERCOSTALIS, L. *inter*, zwischen +
costa, Rippe
 INTERMAXILLARE, L. *inter*, zwischen +
maxilla, Kinnbacken, Kiefer
 INTERRENAL, L. *inter*, zwischen + *renes*
 (pl.) Nieren
 INTERSTITIUM, L. *inter*, zwischen +
sistere, stellen
 INTERVERTEBRALIS, L. *inter*, zwischen +
vertebra, Wirbel, ursprünglich Gelenk
 INTESTINUM, L. *intestinum*, Darm; von
intestinus, inwendig, innerlich
 INVAGINATION, L. *in*, hinein, ein +
vagina, Scheide (des Schwertes)
 INVERTEBRATA, L. *in*, nicht + *vertebra*,
 Wirbel, ursprünglich Gelenk
 IRIDOZYT, G. *iris*, Regenbogen + *kytos*,
 Höhlung, Zelle
 IRIS, G. *iris*, Regenbogen
 ISCHIOFEMORALIS, G. *ischion*, Hüfte,
 Gesäß + L. *femur*, Oberschenkel
 ISCHIUM (pl. -IA), G. *ischion*, Hüfte,
 Gesäß
 ISO-, G. Vorsilbe: *isos*, gleich
 ISOLECITHAL, G. *isos*, gleich + *lekithos*,
 Dotter
 ISOMER, G. *isos*,
 gleich + *meros*, Teil
 ITER, L. *iter*, Weg

JEJUNUM, L. *jejunos*, leer (von Nahrung)
 JUGALE, L. *jugum*, Joch, Gebirgskamm
 JUGULARIS, L. zur vorderen Halsseite
 gehörend; *jugulum*, Schlüsselbein,
 Kehle, vordere Halsseite

KERATIN, G. *keras*, Horn, Geweih
 KINETIK, G. *kinesis*, Bewegung
 KOLLAGEN, G. *kolla*, Leim + *gignomai*,
 entstehen, abstammen

LABIALIS, L. zur Lippe (*labium*)
 gehörend
 LABIUM, L. *labium*, Lippe
 LACERUM, L. *lacer*, -a, -um, zackig
 LACRIMALE, L. *lacrima*, Träne
 LAGENA, L. *lagena*, Flasche, Krug
 LAMINA (pl. -AE), L. *lamina*, Blatt, dünne
 Platte
 LARVA, L. *larva*, Gespenst, Maske
 LARYNX, G. *larynx*, Kehle, Schlund
 LATERAL, L. zur Seite (*latus*)
 LEMMA, G. *lemma*, Hülle, Haut
 LEPIDOTRICHIA, G. *lepis*, Schale, Rinde,
 Schuppe + *thrix*, Haar
 LEUKOZYT, G. *leukos*, weiß + *kytos*,
 Höhlung, Zelle
 LEVATOR, L. von *levare*, heben
 LIEN, L. *lien*, Milz
 LIGAMENTUM, L. von *ligare*, binden
 LINGUA, L. *lingua*, Zunge, Rede, Sprache
 LIPOIDE, G. *lipos*, Fett + *eidos*, Gestalt
 LIPO-, G. in zusammengesetzten
 Bezeichnungen: *lipos*, Fett
 LIPOPHOREN, G. *lipos*, Fett + *pherein*,
 tragen
 LITH-, G. *lithos*, Stein
 LOBUS, G. *lobos*, Lappen
 LOPHODONT, G. *lophos*, Kamm, Mähne,
 Haarschopf + *odous*, Zahn
 LUCIDUM, L. *lucidus*, hell, leuchtend
 LUMBALIS, L. zur Lende (*lumba*)
 gehörend
 LUMEN, L. *lumen*, Licht
 LUTEUM, L. *luteus*, gelb
 LYMPHOZYT, L. *lymph*a, klares Wasser +
 G. *kytos*, Höhlung, Zelle

MAKROPHAGE, G. *makros*, groß +
phagein, fressen
 MACULA, L. *macula*, Fleck
 MAGNUS, L. *magnus*, -a, -um, groß

MALA-, L. Wange, Oberkiefer, zusammengezogen aus *maxilla*, Oberkiefer, oder *mandela*, Kiefer
 MALLEUS, L. *malleus*, Hammer
 MAMILLA, L. Deminutiv von *mamma*, Brust
 MANDIBULA, L. *mandibula*, Kinnbacken, Kiefer
 MARGO, L. *margo*, Rand
 MARSUPIUM, L. *marsupium*, Beutel
 MASTOID, G. *mastos*, Brust, Brustwarze + *eidōs*, Form
 MATER, L. *mater*, Mutter
 MATRIX, L. *matrix*, Gebärmutter, Mutterboden
 MAXILLA, L. *maxilla*, Kinnbacken
 MEATUS (pl. -us), L. *meatus*, Gang, Lauf
 MEDIALIS, L. in der Mitte (*media*) liegend
 MEDIASTINUM, L. *mediastinum*, Mittelfell; *mediastinus*, Sklave in den mittleren Teilen des Hauses
 MEDULLA, L. *medulla*, Mark
 MEGA-, G. *megas*, groß
 MELANIN, G. *melas*, schwarz
 MEMBRANA, L. *membrana*, dünne Haut, Häutchen
 MENINX (pl. MENINGES), G. *meninx*, Haut, Hirnhaut
 MENTALIS, L. zum Kinn (*mentum*) gehörend
 MERO-, G. *meros*, Teil
 MES-, MESO-, G. Vorsilbe: *mesos*, mittel
 MESENCEPHALON, G. *mesos*, mittel + *enkephalon*, Gehirn (*en*, in + *kephale*, Kopf)
 MESENCHYM, G. *mesos*, mittel + *en*, in + *chymos*, Saft
 MESENTERIUM, G. *mesos*, mittel, inmitten + *enteron*, Darm
 MESOCARDIUM, G. *mesos*, mittel + *kardia*, Herz
 MESODERM, G. *mesos*, mittel + *derma*, Haut
 MESOLECITHAL, G. *mesos*, mittel + *lekithos*, Dotter
 MESONEPHROS, G. *mesos*, mittel + *nephros*, Niere
 MESOPTERYGIUM, G. *mesos*, mittel + *pterygion*, kleiner Flügel
 MESORCHIUM, G. *mesos*, mittel + *orchis*, Hode

MESOVARIUM, G. *mesos*, mittel + L. *ovarium*, Eierstock (*ovaria*, ursprünglich eiförmige Figuren im Zirkus)
 META-, G. Vorsilbe: nach, folgende; bezeichnet einen Wechsel in der Zeit oder Lage
 METABOL, G. *metabolos*, veränderlich
 METACARPUS, G. *meta*, nach + *karpos*, Handwurzel
 METAMER, G. *meta*, nach + *meros*, Teil
 METAMORPHOSE, G. *meta*, eine Veränderung bezeichnend + *morphe*, Gestalt, Form
 METANEPHROS, G. *meta*, nach + *nephros*, Niere
 METAPLEURA, G. *meta*, nach + *pleura*, Seite
 METAPODIUM, G. *meta*, nach + *pous*, *podos*, Fuß
 METATARSUS, G. *meta*, nach + *tarsos*, Fußwurzel
 METENCEPHALON, G. *meta*, nach + *enkephalon*, Gehirn
 MIKRO-, G. *mikros*, klein
 MOLAR, L. *molaris*, Mühlstein; von *molare*, mahlen, reiben
 MONOZYT, G. *monos*, allein, einzeln, einsam + *kytos*, Höhlung, Zelle
 MORPHO-, G. *morphe*, Gestalt, Form
 MUCUS, L. *mucus*, Schleim
 MULTANGULUM, L. *multus*, viele + *angulus*, Winkel
 MUSCULUS, L. *musculus*, Mäuschen, Muskel
 MYELENCEPHALON, G. *myelos*, Mark + *enkephalon*, Gehirn
 MYELIN, G. *myelos*, Mark
 MYO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *mys*, *myos*, Muskel
 MYOCARD, G. *mys*, *myos*, Muskel + *kardia*, Herz
 MYOCOMMA, G. *mys*, *myos*, Muskel + *komma*, Einschnitt
 MYODOM, G. *mys*, *myos*, Muskel + L. *domus*, Haus
 MYOMEREN, G. *mys*, *myos*, Muskel + *meros*, Teil
 MYOTOM, G. *mys*, *myos*, Muskel + *tome*, Abschnitt (*temnein*, schneiden)

NARIS (pl. -es), L. *naris*, Nasenloch, Nase
 NEOPALLIUM, G. *neos*, jung, neu + L. *pallium*, Mantel
 NEPHRIDIA, G. *nephridios*, zur Niere (*nephros*) gehörend
 NEPHROTOM, G. *nephros*, Niere + *tome*, Abschnitt (*temnein*, schneiden)
 NEURAL, G. von *neuron*, ursprünglich Sehne, später Nerv
 NEURENTERICUS, G. *neuron*, Nerv + *enteron*, Darm
 NEURILEMMA, G. *neuron*, Nerv + *lemma*, Hülle, Scheide
 NEURO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen für *neuron*, Nerv
 NEUROGLIA, G. *neuron*, Nerv + *glia*, Leim
 NEUROHORMON, G. *neuron*, Nerv + *hormaein*, anregen, antreiben
 NEUROMAST, G. *neuron*, Nerv + *mastos*, Brustwarze, Brust, runder Hügel
 NEURON, G. *neuron*, Nerv, ursprünglich Sehne
 NEUROPIL, G. *neuron*, Sehne, Nerv + L. *pilus*, Haar
 NEUROPORUS, G. *neuron*, Nerv + *poros*, Durchgang, Öffnung
 NICITITANS, L. von *nictare*, blinzeln, mit den Augen winken
 NIDAMENTAL-, L. *nidamentum*, Material zum Nestbau
 NODUS, L. *nodus*, Knoten
 NOTOCHORD, G. *noton*, Rücken + *chorde*, Saite
 NUCHALIS, L. *nucha*, Nacken

OBLIQUUS, L. *obliquus*, schief
 OCULOMOTORIUS, L. *oculus*, Auge + *motor*, Beweger (*movere*, bewegen)
 ODONTOBLAST, G. *odous*, Zahn + *blastos*, Sproß, Keim
 OESOPHAGUS, G. *oisein*, tragen + *phagein*, fressen, essen
 OIDEUS, förmig (als Nachsilbe), von G. *eidos*, Gestalt
 OLECRANON, G. *olekranon*, Kopf des Ellenbogens
 OLFACTORIUS, L. *olfactere*, riechen
 OMASUS, L. *omasum*, Rindereingeweide
 OMENTUM, L. *omentum*, Netz (Decke für die Eingeweide)

OMNI-, L. *omnis*, -e, alle, ganz
 OMO-, G. *omos*, Schulter
 OMPHALO-, G. *omphalos*, Nabel
 ONTOGENIE, G. *onta*, die seienden Dinge + *genesis*, Erzeugung
 OO-, G. *oon*, Ei
 OPERCULUM, L. *operculum*, Deckel
 OPHTHALMICUS, G. *ophthalmos*, Auge
 OPISTHO-, G. Vorsilbe: *opisthen*, hinten, rückwärts
 OPISTHOCOEL, G. *opisthen*, hinten + *koiolos*, hohl
 OPISTHONEPHROS, G. *opisthen*, hinten + *nephros*, Niere
 OPTICUS, G. *optikos*, zum Sehen (*opsis*) gehörend
 ORAL, L. zum Mund (*os*, *oris*) gehörend
 ORTHO-, G. *orthos*, aufrecht, geradlinig
 OS (pl. OSSA), L. *os*, Knochen
 OSSICULUM, L. Deminutiv von *os*, Knochen
 OSTEOBLAST, G. *osteon*, Knochen + *blastos*, Keim
 OSTEOZYT, G. *osteon*, Knochen + *kytos*, Höhlung, Zelle
 OSTIUM, L. *ostium*, Mündung (von *os*, *oris*, Mund)
 OSTRACO-, G. *ostrakon*, Scherbe, Tongefäß, Schale der Schildkröte
 OTICUS, G. *otikos*, zum Ohr (*ous*, *otos*) gehörend
 OTOLITH, G. *ous*, *otos*, Ohr + *lithos*, Stein
 OVUM (pl. OVA), L. *ovum*, Ei
 OXYPHIL, G. *oxys*, spitz, scharf, sauer + *philos*, Freund

PALÄONTOLOGIE, G. *palaaios*, alt + *onta*, die seienden Dinge + *logos*, Vernunft, Lehre, Wissenschaft
 PALAEOPALLIUM, G. *palaaios*, alt + L. *pallium*, Mantel
 PALLIUM, L. *pallium*, Mantel
 PALMA, L. *palma*, Palme, in übertragener Bedeutung: flache Hand
 PALPEBRA, L. *palpebra*, Augenlid; verwandt mit *palpare*, streicheln
 PANCREAS, G. *pan*, ganz + *kreas*, Fleisch
 PAPILLA, L. *papilla*, Brustwarze, später allgemein für warzenähnliche Erhabenheiten
 PARA-, G. Vorsilbe: neben

- PARABRONCHI, G. *para*, neben + *bronchos*, Luftröhre
- PARACENTRUM, G. *para*, neben + *kentron* (L. *centrum*), Stachel, Mittelpunkt
- PARACHORDALE, G. *para*, neben + *chorde*, Saite
- PARAGANGLION, G. *para*, neben + *ganglion*, Knoten
- PARAPHYSE, G. *para*, neben + *physis*, Wuchs
- PARAPSID, G. *para*, neben + *apsis*, Bogen
- PARATHYREOIDEA, G. *para*, neben + *thyreos*, langer, viereckiger Schild + *eidos*, Gestalt
- PARIETAL, L. von *paries*, Wand
- PAROTIS, G. *para*, neben + *ous*, *otos*, Ohr
- PECTEN, L. *pecten*, Kamm
- PECTORALIS, L. zur Brust (*pectus*) gehörend
- PEDUNCULUS, L. Stiel. Deminutiv von *pes*, Fuß
- PELVIS, L. *pelvis*, Becken
- PENIS, L. männliches Glied, ursprünglich Schwanz
- PERI-, G. Vorsilbe: um...herum
- PERICARD, G. *peri*, um...herum + *kardia*, Herz
- PERICHONDRIUM, G. *peri*, um...herum + *chondros*, Knorpel
- PERICHORDAL, G. *peri*, um...herum + *chorde*, Saite
- PERILYMPHE, G. *peri*, um...herum + L. *lymphe*, klares Wasser
- PERIMYSIUM, G. *peri*, um...herum + *mys*, Muskel
- PERIOST, G. *peri*, um...herum + *osteon*, Knochen
- PERISTALTIK, G. *peristaltikos*, umfassend und zusammendrückend
- PERITONEUM, G. *peritonaion*, Bauchfell; von *periteinein*, über etwas hin spannen
- PHALLUS, G. *phallos*, männliches Glied
- PHARYNX, G. *pharynx*, Schlund, Kehle
- PHORE-, G. *pherein*, tragen
- PHOTOPHOREN, G. *phos*, *photos*, Licht + *pherein*, tragen
- PHRENICUS, G. *phren*, Zwerchfell, Brust, Seele
- PHYLOGENIE, G. *phylon*, Familie,
- PHYSIS, G. *physis*, Erzeugung, abgeleitet auch Gewachsenes
- PIA, L. *pius*, -a, -um, fromm, mild
- PINEAL, L. *pineae*, Fichtenzapfen
- PINNA (pl. -ae), L. *penna*, *pinna*, Feder, Schwinge
- PIRIFORMIS, L. *pirum*, Birne + *forma*, Gestalt
- PISIFORME, L. *pisum*, Erbse + *forma*, Gestalt
- PITUIZYT, L. *pituita*, Schleim + G. *kytos*, Höhlung, Zelle
- PLACENTA, L. *placenta*, flacher Kuchen
- PLAKODE, G. *plax*, Platte + *eidos*, Gestalt
- PLANTA, L. *planta*, Fußsohle
- PLASTRON, F. *plastron*, Brustharnisch
- PLATYBASISCH, G. *platys*, platt, breit + *basis*, Grundlage, Fuß (L. Sockel)
- PLECTRUM, G. *plektron*, Hammer, Schlägel
- PLEURO-, G. in zusammengesetzten Bezeichnungen: *pleura*, Seite, Rippen
- PLEUROCENTRUM, G. *pleura*, Seite + *kentron* (L. *centrum*), Mittelpunkt
- PLEURODONT, G. *pleura*, Seite, Rippen + *odous*, Zahn
- PLEXUS (pl. -us), L. *plexus*, Geflecht
- PNEUMATICUS, G. *pneumatikos*, lufthaltig; von *pneuma*, Wind, Atem, Luft
- POD-, G. *pous*, *podos*, Fuß
- POIKILOthermie, G. *poikilos*, veränderlich + *thermos*, Wärme
- PONS, L. *pons*, *pontis*, Brücke
- PORTA, L. *porta* (pl. -ae), Tor, Pforte
- PORUS, G. *poros*, Durchgang, Öffnung
- POST-, L. Vorsilbe, von *posterus*, -a, -um, nachfolgend
- POSTERIOR, L. *posterior*, -ius, letzterer, hinterer
- PRAE-, L. Vorsilbe: vor, davor
- PRAEMOLAR, L. *prae*, vor + *molaris*, Mühlstein (*molare*, reiben)
- PRAEPUTIUM, L. *praeputium*, Vorhaut
- PRIMORDIAL, L. *primordium*, Anfang
- PRO-, G. oder L. Vorsilbe: räumlich (griechisch auch zeitlich) vor, vorn
- PROCOEL, G. *pro*, vorn + *koilos*, hohl
- PROCTODAEUM, G. *proktos*, Steiß, After + *hodaio*, zu einem Weg gehörend
- PROFUNDUS, L. *profundus*, tief

- PRONATUS, L. *pronare*, vorwärts neigen
 PRONEPHROS, G. *pro*, vor + *nephros*, Niere
 PROPRIOCEPTOR, L. *proprius*, eigen + *capere*, nehmen
 PROSENCEPHALON, G. *pros*, vor + *enkephalon*, Gehirn
 PROSTATA, G. *prostates*, Vorsteher (*pro*, vor + *stare*, stehen)
 PROTONEPHROS, G. *protos*, erster + *nephros*, Niere
 PROTOPLASMA, G. *protos*, erster + *plasma*, Gebilde, Form
 PROXIMAL, L. von *proximus*, nächster
 PSALTERIUM, von G. *psalterion*, zitherartiges Saiteninstrument, und L. *psalterium*, Psalmenbuch
 PSEUDOBANCHIE, G. *pseudes*, falsch + *branchia*, Kiemen
 PTERYGOID, G. *pteryx*, Flügel + *eidos*, Gestalt
 PTERYLEN, G. *pteron*, Feder + *hyle*, Wald
 PUBIS, L. *pubes*, *pubis*, Scham(egend)
 PULMONALIS, L. zur Lunge (*pulmo*) gehörend
 PYGAL-, G. *pyge*, Schwanz
 PYGOSTYL, G. *pyge*, Schwanz + *stylos*, Säule, Pfeiler
 PYLORUS, G. *pyloros*, Türhüter, Pförtner
 QUADRICEPS, L. *quattuor*, vier + *caput*, Kopf
 QUADRIGEMINUS, L. *quattuor*, vier + *geminus*, von Geburt doppelt
 RADIUS, L. *radius*, Stab, Speiche, Strahl
 RAMUS, L. *ramus*, Ast, Zweig
 RE-, L. Vorsilbe mit der Bedeutung: zurück
 RECEPTOR, L. *recipere*, zurücknehmen, empfangen
 RECTUS, L. *rectus*, gerade, richtig
 REMIGES (pl.), L. *remex*, Ruderer (*remigare*, rudern)
 REN, L. *renes* (nur im Plural), Nieren
 RENALIS, L. zur Niere (*renes*, pl.) gehörend
 RETE, L. *rete*, Netz
 RETICULUM, L. Deminutiv von *rete*, Netz
 RETINA, L. abgeleitet von *rete*, Netz
 RETRACTOR, L. *retrahere*, zurückziehen
 RHABDO-, G. *rhabdos*, Stab
 RHACHITOM, G. *rhachis*, Rückgrat, Kamm + *temnein*, schneiden
 RHINAL, G. die Nase (*rhis*) oder das Geruchsvermögen betreffend
 RHOMBENCEPHALON, G. *rhombos*, Raute, ursprünglich Kreisel + *enkephalon*, Gehirn
 RHYNCHO-, G. *rhynchos*, Schnauze, Rüssel
 ROSTRUM (pl. -a), L. *rostrum*, Schnabel
 ROTATOR, L. *rotare*, drehen
 RUMINANTIA, L. von *ruminare*, wiederkäuen
 SACCULUS, L. Säckchen, kleiner Beutel; Deminutiv von *saccus*, Sack
 SACRUM, L. *sacer*, heilig
 SAGITTAL, L. *sagitta*, Pfeil
 SALPINX, G. *salpinx*, Trompete
 SARKOLEMM, G. *sarx*, Fleisch + *lemma*, Hülle
 SAUR-, G. *sauros* oder *saura*, Eidechse
 SCALA, L. *scala*, Treppe, Leiter
 SCLERA, G. *skleros*, hart
 SCLEROTOM, G. *skleros*, hart + *tome*, Abschnitt, Schnitt (*temnein*, schneiden)
 SCROTUM, L. *scrotum*, Sack, Hodensack
 SEBACEUS, L. aus Talg (*sebum*) bestehend
 SELENODONT, G. *selene*, Mond, Mondschein + *odous*, Zahn
 SEMINIFERUS, L. *semen*, Samen + *ferre*, tragen
 SEPTUM, L. *saeptum*, Zaun, Einfriedung
 SERUM, L. *serum*, Molke
 SINUS (pl. -us), L. *sinus*, Krümmung, Bucht, Busen
 SOMA, G. *soma*, Körper, Leiche, Person
 SOMATISCH, G. auf den Körper (*soma*) bezüglich
 SOMIT, G. *soma*, Körper + Suffix *it* zur Bezeichnung selbständiger, kleiner Teile eines Ganzen
 SPERMATOGENESE, G. *sperma*, Samen + *genesis*, Erzeugung
 SPERMATOZÖON, G. *sperma*, Samen + *zoon*, Tier
 SPERMIIUM, G. abgeleitet von *sperma*, Samen
 SPHENOID, G. *sphen*, Keil + *eidos*, Gestalt

SPINCTER, G. von *sphingein*, schnüren
 SPINA, L. *spina*, Dorn, Stachel; Rückgrat
 SPIRACULUM, L. *spiraculum*, Luftloch
 (*spirare*, hauchen, blasen)
 SPLANCHNICUS, G. zu den Eingeweiden
 (*splanchna*) gehörend
 SPLANCHNOPLEURA, G. *splanchna*,
 Eingeweide + *pleura*, Seite
 SPLENIALE, L. *splenium*, Pflaster,
 Verband
 SQUAMA, G. *squama*, Schuppe
 STAPES, L. *stapes*, Steigbügel
 STATOKONIEN, G. *statos*, stehend +
konion, Staub
 STATOLITH, G. *statos*, stehend + *lithos*,
 Stein
 STEGOCEPHALEN, G. *stegos*, Decke, Dach
 + *kephale*, Kopf
 STEREOSPONDYLI, G. *stereos*, starr, hart,
 massiv + *spondylos*, Wirbel
 STERNUM, G. *sternon*, Brust
 STOMODAEUM, G. *stoma*, Mund +
hodaion, zu einem Weg gehörend
 STRATUM, L. *stratum*, Decke, Lager
 STRIATUM, L. *striatus*, mit Rinnen
 versehen, gekerbt
 STYLOID, G. *stylos*, Säule, Pfeiler + *eidos*,
 Gestalt
 SUB-, L. Vorsilbe: unter, unterhalb,
 gleich nach
 SUBCOSTALIS, L. unter (*sub*) der Rippe
 (*costa*) liegend
 SUBLINGUALIS, L. unter (*sub*) der Zunge
 (*lingua*) liegend
 SUBUNGUIS, L. *sub*, unter + *unguis*,
 Nagel
 SULCUS, L. *sulcus*, Furche
 SUPINATION, L. von *supinare*, rückwärts
 beugen, aufwärts drehen
 SUPINATOR, L. von *supinare*, rückwärts
 beugen, aufwärts drehen
 SUPRACOSTALIS, L. oberhalb (*supra*) der
 Rippe (*costa*) liegend
 SUPRASPINATUS, L. *supra*, oberhalb +
spina, Dorn, Grat
 SYM-, SYN-, G. Vorsilbe: mit, zusammen
 SYMPATHICUS, G. *syn*, mit + *pathein*,
 leiden
 SYMPHYSE, G. *syn*, zusammen + *physis*,
 Wuchs
 SYNAPSE, G. *syn*, zusammen + *haptain*,
 befestigen

SYNARTHROSE, G. *syn*, zusammen +
arthron, Glied
 SYNACRUM, G. *syn*, zusammen + L.
sacer, heilig (*os sacrum*)
 SYRINX, G. *syrix*, Röhre, Pfeife

 TABULARE, L. *tabula*, Brett, Tafel
 TALON, F. *talon*, Hacken, Ferse, von L.
talus, Knöchel
 TALONID, F. *talon* von L. *talus*, Knöchel
 + *eidos*, Gestalt
 TALUS, L. *talus*, Knöchel
 TAPETUM, L. *tapetum* (G. *tapes*),
 Teppich, Decke
 TARSUS, G. *tarsos*, Fußsohle
 TECTUM, L. *tectum*, Dach
 TEGMENTUM, L. *tegmentum*, Bedeckung
 TELA, L. *tela*, Gewebe, Spinnwebgewebe
 TELECEPHALON, G. *telos*, Ende, Ziel +
enkephalon, Gehirn
 TELEOCITHAL, G. *telos*, Ende, Ziel +
lekithos, Dotter
 TEMPORÄR, L. *tempus*, Zeit
 TEMPORALIS, L. zur Schläfe (*tempora*)
 gehörend
 TENDO, L. von *tendere*, spannen
 TENTORIUM, L. *tentorium*, Zelt
 TERMINALIS, L. zur Grenze (*terminus*)
 gehörend
 TESTIS, L. *testis*, Hode, Zeuge
 TETRAPOD, G. *tetra*, vier + *pous*, *podos*,
 Fuß
 THALAMUS, G. *thalamos*, Gemach,
 Kammer
 THECODONT, G. *theke*, Behälter, Kapsel
 + *odous*, Zahn
 THER-, G. *ther*, Tier, Raubtier
 THORAX (pl. THORACES), G. *thorax*,
 Brust, Brustpanzer
 THROMBOZYT, G. *thrombos*, Klumpen,
 geronnene Masse + *kytos*, Höhlung,
 Zelle
 THYMUS, G. *thymos*, Thymian, *thymós*,
 Gemüt, Leidenschaft; Etymologie
 ungeklärt
 THYREOIDEA, G. *thyreos*, langer,
 viereckiger Schild + *eidos*, Gestalt
 TOM, G. in zusammengesetzten
 Bezeichnungen für *tome*, Abschnitt,
 Schnitt
 TONSILLA, L. *tonsillae*, Mandeln

TRABECULA (pl. -AE), L. *trabecula*,
Deminutiv von *trabs*, Balken
TRACHEA, G. *tracheia*, Luftröhre,
ursprünglich rauhe Arterie
TRANS-, L. Vorsilbe: hindurch, jenseits
von
TRICEPS, L. *tres*, drei + *caput*, Kopf
TRICHIA, G. *thrix*, *thrichos*, Haar
TRIGEMINUS, L. *trigeminus*, dreifach
geboren
TRIPLO-, G. *triploos*, dreifach
TRIQUETRUM, L. *triquetrus*, dreieckig
TROCHANTER, G. *trochos*, Rad, Rolle
TROCHLEA, G. *trochilia*, Rolle,
L. *trochlea*, Rolle
TROPHOBLAST, G. *trophe*, Nahrung +
blastos, Sproß, Keim
TROIPIBASISCH, G. *tropis*, Schiffskiel +
basis, Grundlage (L. *basis*, Sockel)
TUBERCULUM, L. Deminutiv von *tuber*,
Höcker
TUNICA, L. *tunica*, Unterkleid
TURBINALE, L. *turbo*, Wirbel, Windung,
Kreisel
TYMPANICUM, G. *tympanon*,
Handpauke, Trommel

ULNA, L. *ulna*, Elle; verwandt mit
G. *olene*, Ellenbogen
ULTIMO-, L. *ultimo*, zuletzt, endlich
ULUS, ULA, ULUM, L. Deminutiv
UMBILICUS, L. *umbilicus*, Nabel;
verwand mit *umbo*, Schildbuckel
UNCINATUS, L. *uncinatus*, mit einem
Haken versehen
UNCUS, L. *uncus*, Haken
UNGUIS, L. *unguis*, Fingernagel, Krallen
UREA, G. *ouron*, Harn
URODAEUM, G. *ouron*, Harn + *hodaïos*,
zu einem Weg gehörend
URODELA, G. *oura*, Schwanz + *delos*,
offenbar, sichtbar
UROPYGIUM, G. *oura*, Schwanz + *pyge*,
Steiß
UROGENITAL-, G. *ouron*, Harn +
L. *genitalis*, zur Erzeugung gehörend
(*genere*, zeugen)
UROSTYL, G. *oura*, Schwanz + *stylos*,
Pfeiler, Säule
UTERUS, L. *uterus*, Gebärmutter
UTRICULUS, L. Deminutiv von *uter*,
(Wasser)schlauch

VAGINA, L. *vagina*, Scheide (des
Schwertes)
VAGUS, L. *vagus*, umherschweifend, von
vagare, umherschweifen
VALVULA, L. Deminutiv von *valvae*,
(pl.), Tierflügel
VAS, L. *vas*, Gefäß
VASCULARIS, L. *vasculum*, kleines Gefäß;
Deminutiv von *vas*, Gefäß
VELUM, L. *velum*, Segel
VENA, L. *vena*, Blutader
VENTER, L. *venter*, Bauch
VENTRALIS, L. zum Bauch (*venter*)
VENTRICULUS, L. *ventriculus*, kleine
Höhle, Magen; Deminutiv von *venter*,
Bauch
VERMIFORMIS, L. *vermis*, Wurm +
forma, Gestalt
VERTEBRA, L. *vertebra*, Gelenk,
Wirbel
VESICA, L. *vesica*, Blase
VESICULA, L. *vesicula*, Bläschen;
Deminutiv von *vesica*, Blase
VESTIBULUM, L. *vestibulum*, Vorplatz,
Vorhof
VIBRISSA (pl. -AE), L. *vibrissae*,
Nasenhaare; von *vibrare*, zittern,
schnurren
VILLUS (pl. villi), L. *villus*, Zotte
VISCERA, L. *viscera* (pl.), Eingeweide
VISCERALIS, L. zu den Eingeweiden
(*viscera*) gehörend
VITELLUS, L. *vitellus*, Eidotter
(ursprünglich Kälbchen)
VITREUS, L. *vitreus*, gläsern, glasartig;
von *vitreum*, Glas
VIVIPAR, L. *vivus*, lebend + *parere*,
gebären
VOMER, L. *vomer*, Pflugschar
VORE, L. *vorare*, fressen

XIPHIPLASTRON, G. *xiphos*, Schwert +
F. *plastron*, Brustpanzer

ZYGAPOPHYSE, G. *zygon*, Joch +
apophysis, Knochenauswuchs
ZYGOMATICUS, G. zum Jochbogen
(*zygoma*) gehörend
ZYTOPLASMA, G. *kytos*, Höhlung, Zelle
+ *plasma*, Gebilde, Form

Endungen der lateinischen Fachausdrücke

Obwohl die anatomischen Termini oft in einer eingedeutschten Fassung gebraucht werden, sollte der Student auch die lateinische Form dieser Bezeichnungen richtig anwenden können. In der lateinischen Sprache werden die Nomina flektiert. Es gibt eine Reihe verschiedenartiger Endungen für Substantive und Adjektive, die nicht nur den Numerus (Singular oder Plural), sondern auch das jeweilige (natürliche oder grammatische) Geschlecht und den betreffenden Kasus ausdrücken. Diese Endungen werden bei den verschiedenen Wortgruppen in unterschiedlicher Weise gebildet; es gibt fünf Deklinationen. „Glücklicherweise“ werden im wissenschaftlichen Sprachgebrauch fast nur zwei Fälle – Nominativ und Genitiv – gebraucht. Hierfür reicht die Kenntnis einer begrenzten Zahl von Endungen meist aus.

Die Adjektive, die hinsichtlich Genus, Numerus und Kasus mit den zugehörigen Substantiven übereinstimmen müssen, werden nach einem der beiden folgenden Schemata dekliniert, für die jeweils ein gebräuchliches und bekanntes Adjektiv als Beispiel gewählt wurde (die an den Wortstamm angefügten Endungen sind im Druck hervorgehoben).

Erste und zweite Deklination (zusammengefaßt)

	<i>Maskulinum</i>	<i>Neutrum</i>	<i>Femininum</i>
Nominativ Singular	magnus	magnum	magna
Genitiv Singular	magni		magnae
Nominativ Plural	magni	magna	magnae
Genitiv Plural	magnorum		magnorum

Dritte Deklination

	<i>Maskulinum und Femininum</i>	<i>Neutrum</i>
Nominativ Singular	grandis	grande
Genitiv Singular	grandis	
Nominativ Plural	grandes	grandia
Genitiv Plural	grandium	

Die meisten Substantive folgen einem der beiden Schemata. *Fibula* (Wadenbein) ist z. B. ein feminines Substantiv der ersten Deklination. Im Singular lauten der Nominativ: *fibula*, der Genitiv: *fibulae*; im Plural *fibulae* bzw. *fibularum*. *Humerus* (Oberarm), ein männliches Substantiv der zweiten Deklination, wird dekliniert: *humerus*, *humeri* bzw. *humeri*, *humerorum*. Als Beispiel für ein Neutrum der zweiten Deklination sei *sternum* (Brustbein) genannt: *sternum*, *sterni* bzw. *sterna*, *sternorum*. Ein weibliches Substantiv der dritten Deklination ist *cutis* (Haut): *cutis*, *cutis* bzw. *cutes*, *cutium*.

Allerdings ergeben sich gewisse Schwierigkeiten insofern, daß (1) in der dritten Deklination der Wortstamm der meisten Substantive im Nominativ Singular kurz ist, während in den anderen Fällen und im Plural die Endungen an einen längeren Stamm

angehängt werden. So wird *femur* (Oberschenkel, dritte Deklination Neutrum) im Plural zu *femora* (in den anderen Fällen werden die Endungen an den Stamm *femor* angehängt). Andere typische Beispiele sind: *meninx, meninges; foramen, foramina; caput, capita*. (2) Einige wenige Substantive, die als anatomische Namen gebraucht werden, gehen nach der vierten Deklination. Männliche Substantive dieser Gruppe – z. B. *plexus* oder *meatus* – haben im Singular und Plural die gleiche Endung. Hier können wir jedoch aus dem Sinn des Satzes, vor allem aus dem vorgestellten deutschen Artikel (der bzw. die) erkennen, welcher Numerus gemeint ist. Als Beispiel für ein Neutrum dieser Gruppe der Substantive sei *cornu* (Horn) erwähnt: *cornu, cornus* bzw. *cornua, cornuum*.

Anhang 3: Literaturhinweise

Nachstehend sind aus dem Schrifttum einige wenige, den interessierten Leser allgemein informierende Darstellungen aus dem Gebiet der vergleichenden Anatomie zusammengestellt und eine Reihe von Veröffentlichungen aufgeführt, die sich mit einzelnen Organsystemen und Körperabschnitten oder bestimmten Tiergruppen befassen. Es wurde nicht versucht, die zahllosen Originalarbeiten anzugeben, deren Ergebnisse die Grundlage dieses Buches bilden. Vielmehr soll das Literaturverzeichnis dem Leser nur den Zugang zu einem intensiveren Studium der Fragen und Probleme eröffnen, die in dem Buch in gedrängter Form oder am Rande behandelt wurden. Aus diesem Grunde wurde in der deutschen Ausgabe die Zahl der Zitate durch eine Reihe deutschsprachiger Veröffentlichungen und einige wichtige, neuere Arbeiten aus dem ausländischen Schrifttum erweitert. Literaturhinweise für alle Spezialfragen aus dem Bereich der vergleichenden Anatomie findet der Leser in den nachstehend aufgeführten Zeitschriften (Nr. 1-4).

Die nachfolgenden Literaturangaben sind nach Sachgebieten gegliedert, die Autoren jeweils alphabetisch aufgeführt.

1. Zoological record, 1864–heute. London.
Pro Jahr erscheint ein Band, der alle während dieses Jahres für jede Wirbeltierklasse erschienenen Publikationen aufführt und ferner – nach Tiergruppen geordnet – die Veröffentlichungen aus dem Gebiet der vergleichenden Anatomie, Embryologie usw. zusammenstellt.
2. Biological abstracts, 1926–heute. Philadelphia.
Umfangreiche Zeitschrift, die sich bemüht, alle Veröffentlichungen aus den verschiedenen Teilgebieten der Biologie anzuführen und zu referieren.
3. Fortschritte der Zoologie, Neue Folge, 1937–heute. Früher Jena, jetzt Stuttgart.
Erscheint in unregelmäßigen Zeitabständen und bringt jeweils große Sammelreferate und Literaturangaben über neue Arbeiten aus den verschiedenen Gebieten der Zoologie.
4. Zoologischer Anzeiger, 1878–heute. Jena.
Enthält auch Arbeiten aus dem Gebiet der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Allgemeines

5. ALEXANDER, R. McN.: The chordates, London, Cambridge University Press, 1975.
6. BERTALANFFY, L. VON (GESSNER, F., Hrg.): Handbuch der Biologie, Bd. VI: Das Tier, 2. Teil, Die Stämme des Tierreichs. Konstanz, Wiesbaden, Akad. Verl. Ges. Athenaion, 1965–1977.
7. BÖKER, H.: Vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere. 2 Bde. Jena, Fischer, 1935, 1937.
8. BOLK, L., GÖPPERT, E., KALLIUS, E., und LUBOSCH, W.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 6 Bde. Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, 1931 bis 1939.
Umfassendes Handbuch der Wirbeltieranatomie mit Beiträgen vieler Spezialisten; ausgedehnte Bibliographie.

9. BRONN, H. G.: Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs. Band VI (Wirbeltiere). Leipzig und Heidelberg, Winter, 1874–heute.
Ein umfangreiches Werk verschiedener Autoren, in Teilen herausgegeben (einige Teile sind alt, einige noch nicht vollständig). Eingehende Darstellung der Anatomie der verschiedenen Wirbeltiergruppen sowie ihrer Systematik und Verbreitung.
10. BÜTSCHLI, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 5 Lieferungen (Lieferung 4 herausgeg. von F. Blochmann und C. Hamburger, Lieferung 5 herausgeg. von C. Hamburger), Heidelberg, Springer, 1910–1931.
11. CUVIER, G.: Leçons d'anatomie comparée. T. 1–5. Paris, 1805.
Erste große Darstellung der vergleichenden Anatomie.
12. FRANZ, V.: Geschichte der Organismen. Jena, Fischer, 1924.
13. GEGENBAUR, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 2 Bde. Leipzig, Engelmann, 1888–1901.
14. GIERSEBERG, H., und RIETSCHEL, P.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 2 Bde. Jena, Fischer, 1967, 1968.
15. GOODRICH, E. S.: Studies on the structure and development of vertebrates. London, Macmillan Company, 1930. Reprint New York, Dover Publ., 1958.
Anregende Diskussion über viele anatomische Probleme durch eine Autorität ersten Ranges.
16. GRASSÉ, P. P.: Traité de zoologie. Anatomie, systematique, biologie. T. I–XVII. Paris, Masson et Cie, 1948–heute.
Noch nicht vollständig. Bd. XI: Niedere Chordaten und Echinodermen; Bd. XII und folgende: Vertebraten.
17. GREGORY, W. K.: Evolution emerging. A survey of changing patterns from primeval life to man. 2 vols. New York, Macmillan Company, 1951. Reprint New York, Arno Press, 1974.
Außerordentlich wertvolle Abbildungen.
18. HEBERER, G. (Herausg.): Die Evolution der Organismen. 3. Aufl., 3 Bde., Stuttgart, Fischer, 1971–1974.
19. HILDEBRAND, M.: Anatomical preparations. Berkeley, Los Angeles, University of California Press, 1968.
Ausgezeichnete Darstellung der verschiedensten Präparationsmethoden.
20. IHLE, J. E. W., KAMPEN, P. N. VAN, NIERSTRASZ, H. F., und VERLUYS, J.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin, Springer, 1927.
Eingehende Darstellung der vergleichenden Anatomie durch holländische Autoren, von G. Chr. Hirsch ins Deutsche übersetzt.
21. JOLLY, M.: Chordate morphology. London, New York, Chapman and Hall, 1962.
22. KÄMPFE, L., KITTEL, R., und KLAPPERSTÜCK, J.: Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere. 4. Aufl., Jena, Fischer, 1980.
23. KÜKENTHAL, W., und KRUMBACH, TH., derzeitige Herausgeber: HELMCKE, J. G., LENGERKEN, H. VON, und STARCK, D.: Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig. De Gruyter, 1923–heute.
In der Anlage ähnlich wie Bronns Klassen und Ordnungen, noch unvollständig, wird fortgesetzt.
24. MARINELLI, W., und STRENGER, A.: Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. Wien, Deuticke, 1954, 1956, 1959, 1973.
Bisher erschienen Lieferungen: 1 Lampetra fluviatilis; 2 Myxine glutinosa; 3 Squalus acanthias; 4 Acipenser ruthenus.
25. MAYR, E. (Deutsche Bearbeitung von KRAUS, O.): Grundlagen der zoologischen Systematik. Hamburg, Berlin, Parey, 1975.
26. Nomina anatomica. 4th ed., Amsterdam, Oxford, Excerpta Medica, 1977.
27. ORR, R. T.: Vertebrate biology. 4th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1976.
Mehr eine Naturgeschichte als eine vergleichende Anatomie.
28. OWEN, R.: On the anatomy of vertebrates. 3 vols. London, Longmans, Green, 1866–1868.
Eine klassisch gewordene Zusammenstellung von Originalbeobachtungen.
29. PARKER, T. J., and HASWELL, W. A.: A textbook of zoologie. 2 vols. 6th ed., New York, Macmillan Company, 1940.
30. PORTMANN, A.: Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere. 4. Aufl., Basel, Stuttgart, Schwabe u. Co, 1969.
31. REMANE, A., STORCH, V., und WELSCH, U.: Systematische Zoologie. Stämme des Tierreichs. Stuttgart, Fischer, 1976.

32. SCHIMKEWITSCH, W.: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Stuttgart, Schweizerbart, 1921.
33. SMITH, H. M.: Evolution of chordate structure. An introduction to comparative anatomy. New York, Holt, Rinehart and Winston, 1960.
34. STARCK, D.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. 3 Bd. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 1978–1982.
Umfassende, stellenweise handbuchartige Darstellung mit außerordentlich zahlreichen Literaturhinweisen.
35. VANDEBROEK, G.: Évolution des vertébrés de leur origine à l'homme. Paris, Masson, 1969.
36. WALKER, W.: Vertebrate dissection. 3rd ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1966.
37. WEICHERT, C. K.: Elements of chordate anatomy. New York, London, Mc Graw-Hill, 1959.
38. WELLER, J. M.: The course of evolution. New York, London, Mc Graw-Hill, 1969.
39. WIEDERSHEIM, R.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl., Jena, Fischer, 1909.
40. YOUNG, J. Z.: The life of vertebrates. 2nd ed., London and New York, Oxford University Press, 1963.
Eine ausgezeichnete Darstellung, die – Gruppe für Gruppe – nicht nur die Morphologie, sondern auch die Lebensweise und die Physiologie der Vertebraten behandelt.

Funktionelle Morphologie

41. DENISON, R. H. et al.: Evolution and dynamics of vertebrate feeding mechanisms. Amer. Zool. 1, 177–234, 1961.
42. GANS, C.: Biomechanics. An approach to vertebrate biology. Philadelphia. Lippincott Company, 1974.
Eine kurze Beschreibung anhand ausgewählter Beispiele durch einen auf diesem Gebiet kompetenten Autor.
43. GANS, C., and BOCK, W. J.: The functional significance of muscle architecture – a theoretical analysis. Erg. Anat. Entwicklgesch. 38, 116–142, 1965.
44. GRAY, J.: How animals move. London, Cambridge University Press, 1953.
45. GRAY, J.: Animal locomotion. London, Weidenfeld and Nicolson, 1968.
Umfassende und detaillierte Übersicht über die von dieser Arbeitsgruppe gewonnenen Ergebnisse.
46. HILDEBRAND, M.: Analysis of vertebrate structure. New York, London, Wiley and Sons, 1974.
Lehrbuch der vergleichenden Anatomie mit ausführlicher Diskussion der funktionellen Morphologie, speziell des Bewegungsapparates.
47. HOWELL, A. B.: Speed in animals. Their specializations for running and leaping. Chicago, University of Chicago Press, 1944. Reprint New York, Hafner, 1965.
48. LIEM, K. F.: Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei). Fieldiana, Zool. 56, 1–166, 1970.
49. NURSALL, J. R. et al.: Vertebrate locomotion. Amer. Zool. 2, 127–208, 1962.
50. SMITH, J. M., and SAVAGE, R. J.: Some locomotory adaptations in mammals. J. Linnean Soc. (London) 42, 603–622, 1956.
*Eine bereits klassisch gewordene Darstellung.**
51. THOMPSON, D. W.: On growth and form. 2nd ed., Cambridge, England, Cambridge University Press, 1942, gekürzte Ausgabe 1961.
52. TRICKER, R. A. R., and TRICKER, B. J. K.: The science of movement. New York, American Elsevier, 1967.

Physiologie

53. BROBECK, J. K. (ed.): Best and Taylor's physiological basis of medical practice. 9th ed., Baltimore, Williams and Wilkins, 1973.
54. BUDDENBROCK, W. VON: Vergleichende Physiologie, 5 Bde. Basel, Birkhäuser, 1950–1961.
55. FIELD, J. et al.: Handbook of physiology. Washington, Amer. Physiol. Soc., 1959–heute.
Umfassende, noch nicht abgeschlossene Übersichtsdarstellung in vielen Bänden. Behandelt wird größtenteils, aber nicht ausschließlich, die Physiologie des Menschen.

56. FLOREY, E.: General and comparative animal physiology. 2nd ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1977.
57. GANONG, W. F. (Deutsche Bearbeitung von AUERSWALD, W.): Medizinische Physiologie. 4. Aufl., Berlin, Heidelberg, Springer, 1979.
58. GORDON, M. S. et al.: Animal physiology. Principles and adaptation. 3rd ed., New York, Macmillan, 1977.
59. GUYTON, A. C.: Textbook of medical physiology. 5th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1976.
60. HOAR, W. S.: General and comparative physiology. 2nd ed., Englewood Cliffs, N. J., Prentice Hall Inc., 1975.
61. KARLSON, P.: Biochemie. Kurzes Lehrbuch für Mediziner. 11. Aufl., Stuttgart, Thieme, 1980.
62. KEIDEL, W. D.: Kurzgefaßtes Lehrbuch der Physiologie. 5. Aufl. Stuttgart, Thieme, 1979.
63. LÖFFLER, G., PETRIDES, P. E., WEISS, L., und HARPER, H. A.: Physiologische Chemie. 2. Aufl., Berlin, Heidelberg, Springer, 1979.
64. PROSSER, C. L.: Comparative animal physiology. 3rd ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1973.
Enthält viele Angaben über die Physiologie der Wirbeltiere insgesamt. (Die in den Lehrbüchern der Physiologie des Menschen zusammengestellten Angaben gelten vielfach auch für die Säugetiere, haben aber für die übrigen Wirbeltiergruppen geringere Bedeutung.)
65. RUCH, T. C., and PATTEN, H. D.: Medical physiology and biophysics. (20th edition of Howell's Textbook of physiology.) Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1973.
66. SCHMIDT, R. F., and THEWS, G. (Hrg.): Physiologie des Menschen. 20. Aufl., Berlin, Heidelberg, Springer, 1980.
67. VANDER, A. J. et al.: Human physiology. The mechanisms of body function. 3rd ed., New York, Mc Graw-Hill, 1980.

Evolutionstheorie

Zu diesem Stoffgebiet sind nur einige wenige wichtige Werke genannt, deren ausführliche Literaturverzeichnisse über weitere Veröffentlichungen zu diesem Thema informieren.

68. DARWIN, C.: On the origin of species. London, Murray, 1859.
Nachgedruckt in verschiedenen Versionen durch eine Reihe von Verlagen. Das klassische Werk von Darwin ist immer noch wert, gelesen zu werden.
69. DOBZHANSKY, T.: Genetics of the evolutionary process. New York, Columbia University Press, 1970.
70. MAYR, E. (Deutsche Bearbeitung von HEBERER, G., und STEIN, G.): Artbegriff und Evolution. Hamburg und Berlin, Parey, 1967.
Grundlegende Darstellung des Artbegriffs und der Evolutionsphänomene.
71. RENSCH, B.: Evolution above the species level. New York, Columbia University Press, 1960.
72. SIMPSON, G. G.: The meaning of evolution. New Haven, London, Yale University Press, 1949 (12th reprint 1964).
73. SIMPSON, G. G.: The major features of evolution. New York, Columbia University Press, 1953.
74. SIMPSON, G. G.: Principles of animal taxonomy. New York, Columbia University Press, 1961.
75. ZIMMERMANN, W.: Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse. Freiburg, München, Alber, 1953.

Paläontologie

76. COLBERT, E. H.: Die Evolution der Wirbeltiere. Eine Geschichte der Wirbeltiere durch die Zeiten. Eingeleitet und übersetzt nach der 2. Aufl. von G. HEBERER. Stuttgart, G. Fischer, 1965.
77. HUENE, F. VON: Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, Fischer, 1956.
78. KUHN-SCHNYDER, E.: Geschichte der Wirbeltiere. Basel, Schwabe, 1953.
79. MÜLLER, A. H.: Lehrbuch der Paläozoologie. Vertebraten. 3 Bde. Jena, Fischer, 1966–1970.
80. PIVETEAU, J.: Traité de Paléontologie. T. I–VII. Paris, Masson et Cie, 1952–1969.
Vier Bände dieses umfassenden Werkes behandeln die Wirbeltiere.

81. ROMER, A. S.: Vertebrate paleontology. 3rd ed., Chicago, University of Chicago Press, 1966.
Das Standardwerk zu diesem Thema.
82. ROMER, A. S.: The vertebrate story. Chicago, University of Chicago Press, 1959.
Eine einführende Darstellung der Wirbeltierevolution.
83. STAHL, B.: Vertebrate history: Problems in evolution. New York, Mc Graw-Hill, 1974.
Das interessante Buch gibt weniger eine geschlossene Lehrmeinung wieder, sondern betont noch bestehende gegensätzliche Auffassungen und ungelöste Probleme.
84. THENIUS, E.: Allgemeine Paläontologie. Wien, Eisenstadt, Prugg, Hollinek, 1976.
85. THENIUS, E.: Versteinerte Urkunden. 3. Aufl., Berlin, Heidelberg, Springer, 1981.
86. THENIUS, E., und HOFER, H.: Stammesgeschichte der Säugetiere. Berlin, Heidelberg, Springer, 1960.

Niedere Chordaten

87. BARRINGTON, E. J. W.: The biology of the Hemichordata and Protochordata. Edinburgh, Oliver and Boyd, 1965.
88. BARRINGTON, E. J. W., and JEFFERIES, R. P. S. (eds.): Protochordates. Symposia of the Zool. Soc. of London, No. 36, 1975.
89. BERRILL, N. J.: The Tunicata. London, The Ray Society, 1950.
90. BERRILL, N. J.: The origin of the vertebrates. London, Oxford University Press, 1955.
91. FRANZ, V.: Morphologie der Acranier. Erg. Anat. Entwicklungsgesch. 27, 464–692, 1927.
92. GARSTANG, W.: The morphology of Tunicata. Quart. J. Microscopical Sc. 72, 51–187, 1928.
93. GRASSÉ, P. P.: Traité de zoologie. T. XI. Echinodermes-Stomocordés-Procordés. Paris, Masson et Cie, 1966.
Enthält eine umfassende Darstellung des niederen Chordaten durch Dawydoff, Brien, Drach u. a.
94. NØRREVANG, A.: The position of Pogonophora in the phylogenetic system. Z. zool. Syst. Evolut. Forsch. 8, 161–172, 1970.
95. ØRVIG, T. (ed.): Current problems of lower vertebrate phylogeny. Proc. 4th Nobel Symposium, Stockholm, 1967. Stockholm, Almquist and Wiksell, 1968.
96. WILLEY, A.: Amphioxus and the ancestry of vertebrates. New York, Columbia University, 1894.

Fische

97. ALEXANDER, R. McN.: Functional design in fishes. London, Hutchinson and Company, 1967.
98. ALLIS, E. P., Jr.: The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. J. Morphol. 12, 487–808, 1897.
In dieser und den folgenden Veröffentlichungen von Allis finden sich sehr gute Abbildungen der Schädelanatomie der Fische.
99. ALLIS, E. P., Jr.: The skull and cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*. J. Morphol. 18, 45–328, 1903.
100. ALLIS, E. P., Jr.: The cranial anatomy of the mail-cheeked fishes. Zoologica (Stuttgart) 22, 1–219, 1909.
101. ALLIS, E. P., Jr.: Cranial anatomy of *Polypterus*. J. Anat. 56, 189–294, 1922.
102. ALLIS, E. P., Jr.: The cranial anatomy of *Chlamydoselachus anguineus*. Acta Zoologica 4, 123–221, 1923.
103. BERG, L. S.: Classification of fishes, both recent and fossil. Ann. Arbor, Edwards Bros., 1947.
Übersetzung aus dem Russischen. Eine Neuauflage in Russisch ist 1949 erschienen, eine Übersetzung in Deutsch 1958.
104. BIGELOW, H. B., and SCHROEDER, W. C.: Fishes of the Western North Atlantic. New Haven, Sears Foundation for Marine Research, 1948.
Zusammenfassende Darstellung der marinen Fische. Die ersten beiden Bände behandeln vornehmlich die Haie und Rochen.
105. BREDER, C. M.: The locomotion of fishes. Zoologica (New York) 4, 159–297, 1926.
106. BRODAL, A., and FÄNGE, R. (eds.): The biology of *Myxine*. Oslo, Universitetsforlaget, 1963.

107. BROWN, M. E. (ed.): The physiology of fishes. 2 vols. New York, Academic Press, 1957.
Die Monographie bringt trotz des einschränkenden Titels eine zusammenfassende Darstellung auch der Biologie und Anatomie der Fische, die allerdings jetzt größtenteils durch Hoar und Randall (s. unten) ersetzt wird.
108. BUDKER, P.: The life of sharks. London, Weichenfeld and Nicolson, 1971.
109. COLE, F. J.: A monograph on the general morphology of the myxinoid fishes, based on a study of *Myxine*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 49, 293–344, 1913.
110. DANIEL, J. F.: The elasmobranch fishes. 3rd ed., Berkeley, University of California Press, 1934.
Anatomie der Haie.
111. DEAN, B.: Fishes, living and fossil. New York, Macmillan, 1895.
Alt, aber für die rezenten Formen noch recht wertvoll.
112. DEAN, B.: Chimaeroid fishes. Carnegie Inst. of Washington, Publication 32, 1906.
113. DEAN, B.: A Bibliography of fishes. 3 vols. New York, American Museum of Natural History, 1916–1923.
114. GANS, C., and PARSONS, T. S.: A photographic atlas of shark anatomy. New York, Academic Press, 1964.
115. GILBERT, P. W., MATHEWSON, R. F., and RALL, D. P.: Sharks, skates and rays. Baltimore, Johns Hopkins Press, 1967.
116. GOODRICH, E. S.: Vertebrate Craniata, Fasc. I "Cyclostomes and fishes", in Treatise on Zoologie, ed. by E. R. LANKESTER, Part IX. London, Macmillan Company, 1909.
Eine Vielzahl von Angaben über die Anatomie der Fische, jedoch ungenügender Index.
117. GREENWOOD, P. H., et al. (eds.): Interrelationships of fishes. (Suppl. 1 to the Zool. J. Linnean. Soc. 53, 1973) London, Academic Press, 1973.
Eine recht aktuelle Übersicht mit Beiträgen vieler führender Autoren.
118. GREIL, A.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. Semon's Zoologische Forschungsreise in Australien 1, 661–1492, 1908–1913.
119. HARDER, W.: Anatomie der Fische. 2 Bde. Stuttgart, Schweizerbart, 1964.
120. HARDISTY, M. W., and POTTER, I. C., (eds.): The biology of Lampreys. 2 vols. London, Academic Press, 1971–1972.
121. HOAR, W. S., and RANDALL, D. J.: Fish physiology. 6 vols. New York, Academic Press, 1969–1971.
Obgleich die Bände in erster Linie die Physiologie behandeln, stellen sie doch eine Fundgrube für Aussagen zur allgemeinen Biologie der Fische dar.
122. LAGLER, K. F., BARDACH, J. E., and MILLER, R. R.: Ichthyology. New York, Wilney and Sons, 1962.
123. MARSHALL, N. B.: The life of fishes. London, Weidenfeld and Nicolson, 1965.
124. MILLOT, J.: Le troisième coelacanth. Le Naturaliste Malagache, 1er suppl. 1954.
125. MILLOT, J.: The coelacanth. Sci. Am. 193, 34–39, 1955.
126. MILLOT, J., et ANTHONY, J.: Anatomie de *Latimeria chalumnae*. I. Squelette, muscles et formations de soutien. II. Système nerveux et organes de sens. Paris, Centre nat. Recherche scient., 1958, 1965.
127. MOY-THOMAS, J. A.: Palaeozoic fishes. London, Methuen and Co., Ltd., 1939.
128. NORMAN, J. R.: Die Fische (deutsche Bearbeitung von K. H. LÜLING nach der 2. Aufl. von „A History of fishes“, ed. by P. H. GREENWOOD). Hamburg, Berlin, Parey, 1966.
129. ROMER, A. S.: The early evolution of fishes. Quart. Rev. Biol. 21, 33–69, 1946.
130. THOMSON, K. S.: The biology of lobe-finned fishes. Biol. Rev. 44, 91–154, 1969.
131. WAHLERT, G. VON: *Latimeria* und die Geschichte der Wirbeltiere. Stuttgart, Fischer, 1968.

Amphibien

132. ECKER, A., WIEDERSHEIM, R., und GAUPP, E.: Anatomie des Frosches. 3 Bde. 2. Aufl., Braunschweig, Viewig und Sohn, 1888–1904.
Eingebende Darstellung der Anatomie des Frosches.
133. FRANCIS, E. T. B.: The anatomy of the salamander. London, New York, Oxford University Press, 1934.

134. GOIN, J. C. and GOIN, O. B.: Introduction to herpetology. San Francisco, W. H. Freeman and Company, 1962.
135. HOLMER, S. J.: The biology of the frog. 4th ed., New York, Macmillan Company, 1927.
136. MOORE, J. A. (ed.): Physiology of the Amphibia. New York, Academic Press, 1964.
137. NOBLE, G. K.: The biology of the Amphibia. New York, McGraw-Hill, 1931. Neudruck bei Dover Publications, New York, 1954.
Wahrscheinlich immer noch die beste Übersichtsdarstellung der modernen Amphibien.
138. PARSONS, T. S., and WILLIAMS, E. E.: The relationships of the modern Amphibia: a re-examination. Quart. Rev. Biol. 38, 26–53, 1963.
139. PORTER, K. R.: Herpetology. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1972.
140. ROMER, A. S.: Review of the Labyrinthodontia. Bull. Museum of Comparative Zoology, Harvard, 99, 1–368, 1947.
141. SCHMALHAUSEN, I. I.: The origin of terrestrial vertebrates. New York, Academic Press, 1968. Transl. from the Russian by L. KELSO; ed. by. K. S. THOMSON.
142. ŠPINAR, Z.: Tertiary frogs from central europe. The Hague, Dr. W. Junk N. V., 1972.
Bei einigen dieser ausgezeichnet erhaltenen Fossilien sind Weichteile zu erkennen.
143. VIAL, J. L. (ed.): Evolutionary biology of the anurans. Columbia, University of Missouri Press, 1973.
Eine in vieler Hinsicht ausgezeichnete Zusammenfassung.
144. WIEDERSHEIM, R.: Die Anatomie der Gymnophionen. Jena, Fischer, 1879.

Reptilien

Siehe auch die unter „Amphibien“ zitierten Arbeiten von Goin und Goin sowie Porter.

145. BELLAIRS, A. d'A.: The life of reptiles. 2 vols. London, Weidenfeld and Nicolson, 1969.
146. BELLAIRS, A. d'A., and UNDERWOOD, G.: The origin of snakes. Biol. Rev. 26, 193–237, 1951.
147. BOJANUS, L. H.: Anatomie testudinis europaeae. Vilnae, J. Zawadzki, 1819–1821. (Nachdruck durch the Society for the study of Amphibians and Reptiles).
Im wesentlichen eine Reihe von Bildtafeln, vermutlich den besten, die bisher von Nichtsäugern hergestellt wurden.
148. CARR, A.: Handbook of turtles. Ithaca, Cornell University Press, 1952.
149. COLBERT, E. H.: Dinosaurs, their discovery and their world. New York, E. P. Dutton and Company, 1961.
150. DITMARS, R. L.: Reptiles of the world. New York, Macmillan Company, 1933.
151. GANS, C. (ed.): Biology of the Reptilia. London, Academic Press, 1969–heute.
Eine ausgedehnte, noch nicht abgeschlossene Reihe über nahezu alle Teilbereiche der Biologie der Reptilien.
152. MERTENS, R., und WERMUTH, H.: Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt, Kramer, 1960.
153. OLIVER, J. A.: The natural history of North American amphibians and reptiles. Princeton, Princeton University Press, 1955.
154. POPE, C. H.: The reptile world. New York, Alfred A. Knopf, 1955.
155. ROMER, A. S.: Osteology of the reptiles. Chicago, University of Chicago Press, 1956.
156. REESE, A. M.: The alligator and its allies. New York, G. P. Putnam Sons, 1915.
157. UNDERWOOD, G.: A contribution to the classification of snakes. London, Trustees of the British Museum (Natural History), 1967.
158. WERMUTH, H., und MERTENS, R.: Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. Jena, Fischer, 1961.
159. WILLISTON, S. W.: Water reptiles of the past and present. Chicago, University of Chicago Press, 1914.

Vögel

160. BOWMAN, R. I.: Morphological differentiation and adaptation in the Galápagos finches. University of California Publications in Zoology, 58, 1961.
161. BOAS, J. E. V.: Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, naturvidenskabelig og matematisk Afdeling, Series 9, 1, 101–222, 1929.

162. BRADLEY, O. C.: The structure of the fowl. 4th ed., London, Oliver and Boyd, 1960.
163. CHAMBERLAIN, I. W.: Atlas of avian anatomy. East Lansing, Michigan State College, Agricultural Experiment Station, 1943.
164. DE BEER, G.: *Archaeopteryx lithographica*. A study based upon the British Museum specimen. London, British Museum Natural History, 1954.
165. DORST, J.: The life of birds. 2 vols. New York, Columbia University Press, 1974.
Vorwiegend Naturgeschichte.
166. FARNER, D. S., and KING, J. R. (eds.): Avian biology. 5 vols. New York, London, Academic Press, 1971–1975.
167. FREYE, H. A.: Die Anatomie des Haushuhns. Das Wirtschaftsgeflügel 1957, 23–74.
168. FÜRBRINGER, M.: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 2 Bde. Amsterdam und Jena, Fischer, 1888.
Altes, aber auch heute noch grundlegendes Werk, das sehr viele Angaben ganz allgemein zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere enthält.
169. GROEBBELS, F.: Der Vogel. 2 Bde. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1932, 1937.
170. HEILMANN, G.: The origin of birds. New York, D. Appleton-Century Company, 1926.
171. HOLMGREN, N.: Studies on the phylogeny of birds. Acta Zoologica 36, 243–328, 1955.
172. KING, A. S., and MC LELLAND, F.: Outlines of the avian anatomy. Philadelphia, Lea and Febiger, 1980.
173. KOCH, T.: Anatomy of the chicken and domestic birds. Ames, Iowa State University Press, 1973.
174. LAMBRECHT, K.: Handbuch der Palaeornithologie. Berlin, Bornträger, 1933.
175. LUCAS, A. M., and STETTENHEIM, P. R.: Avian anatomy. Integument. Washington, D.C., U.S. Dept. of Agriculture Handbook, 362, 1972.
176. MARSHALL, A. J. (ed.): Biology and comparative physiology of birds. 2 vols. New York, Academic Press, 1960, 1961.
Noch immer recht nützlich, obwohl teilweise durch Farner und King (s. oben) ersetzt.
177. NEWTON, A., and GADOW, H.: A dictionary of birds. London, Adam and Charles Black, 1893–1896.
178. PYCRAFT, W. P.: A history of birds. Methuen and Company, 1910.
Schließt die Anatomie der Vögel ein.
179. SHUFELDT, R. W.: The myology of the raven. London, Macmillan and Company, 1890.
180. STURGEON, R. M.: A bibliography of birds. Publication, Field Museum of Natural History, Zoology, 25, 1939–1959.
181. STURKIE, P. D.: Avian physiology. 2nd ed., Ithaca, N.Y., Comstock Publishing Associates, 1965.
182. THOMSON, A. L. (ed.): A new dictionary of birds. London, Th. Nelson and Sons, 1964.
183. THOMPSON, J. A.: The biology of birds. London, Macmillan Company, 1923.
184. WEBB, M.: The ontogeny of the cranial bones, cranial peripheral and cranial parasymphathetic nerves, together with a study of the visceral muscles of *Struthio*. Acta Zoologica 38, 81–203, 1957.
185. WELTY, J. C.: The life of birds. Philadelphia. 2nd ed., W. B. Saunders Company, 1975.
Wahrscheinlich die beste einbändige Darstellung der Biologie der Vögel.
186. WOLFSON, A. (ed.): Recent studies in avian biology. Urbana, University of Illinois Press, 1955.

Säugetiere

187. ANDERSON, S., and JONES, J. K. Jr. (eds.): Recent mammals of the world – a synopsis of families. New York, The Ronald Press, 1967.
188. ANKEL, F.: Einführung in die Primatenkunde. Stuttgart, Fischer, 1970.
189. BAUM, H., und ZIETZSCHMANN, O.: Handbuch der Anatomie des Hundes. Berlin, Parey, 1936.
190. BENSLEY, B. A., ed. E. H. CRAIGIE: Practical anatomy of the rabbit. 7th ed., Philadelphia, Blakiston Company, 1948.
191. BOURLIÈRE, F.: The natural history of mammals. New York, Alfred A. Knopf, 1954.
192. BOURNE, G. H. (ed.): The chimpanzee. A serie of volumes on the chimpanzee. 6 vols. Basel, München, New York, Karger, 1969–1973.
193. BRADLEY, O. C., and GRAHAME, T.: Topographical anatomy of the dog. 5th ed., New York, Macmillan Company, 1943.

194. BRAUS, H., fortgeführt von C. ELZE: Anatomie des Menschen. Bd. 1, 3. Aufl., 1954, Bd. 2, 3. Aufl., 1956, Bd. 3, 2. Aufl., 1960. Berlin und Heidelberg, Springer.
195. BUETTNER-JANUSCH, J.: Origin of man. Physical anthropology. London, Wiley and Sons, 1966.
196. CHIARELLI, B.: Taxonomy and phylogeny of the old world primates with reference to the origin of man. Torino, Rosenberg e Sellier, 1968.
197. CROUCH, J. E.: Text – atlas of cat anatomy. Philadelphia, Lea and Febiger, 1969.
198. DAVIS, D. D.: The giant panda. A study of evolutionary mechanism. Fieldiana, Zoology, Mem. 3, 1964.
199. DAVISON, A., and STROMSTEN, F. A.: Mammalian anatomy, with special reference to the cat. 7th ed., Philadelphia, P. Blakiston's Son and Co., 1937.
200. ELLENBERGER-BAUM, bearb. von ZIETZSCHMANN, O., ACKERKNECHT, E., und GRAU, H.: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. 18. Aufl. Berlin, Springer, 1943 (Neudruck 1974).
201. ELLERMAN, J. R.: The families and genera of living rodents. 3 vols. London, British Museum (Natural History), 1940–1949.
202. ELLERMAN, J. R., and MORRISON-SCOTT, T. C. S.: Checklist of palaearctic and indian mammals 1758 to 1946. London, British Museum (Natural History), 1951.
203. EWER, R. F.: The carnivores. Ithaca, N. Y., Cornell University Press, 1973.
204. FIELD, H. E., and TAYLO, M. E.: An atlas of cat anatomy. Chicago, Chicago University Press, 1954 (rev. ed. 1969).
205. FLOWER, W. H., and LYDEKKER, R.: An introduction to the study of mammals, living and extinct. London, A. and C. Black, 1891.
Alt, aber immer noch von Nutzen.
206. GERHARDT, U.: Das Kaninchen. Leipzig, H. E. Ziegler and R. Woltereck, 1909.
207. GETTY, R.: Sisson and Grossman's anatomy of the domestic animal. 5th ed., 2 vols. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1975.
Zusammenfassende Darstellungen für Pferd, Rind, Schaf, Ziege, Hund, Katze und Hausgeflügel.
208. GOFFART, M.: Function and form in the sloth. Oxford, Pergamon Press, 1975.
209. GREENE, E. C.: Anatomy of the rat. Trans. Amer. Philos. Soc. (N.S.) 27, 1–370, 1935.
210. GRIFFITHS, M.: Echidnas. Oxford, Pergamon Press, 1968.
211. GUNDERSON, H. L.: Mammalogy. New York, McGraw-Hill, 1976.
212. HARRISON, R. J.: Functional anatomy of marine mammals. London, Academic Press, 1972.
213. HARTMANN, C. G., and STRAUS, W. L. Jr. (eds.): The anatomy of the rhesus monkey. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1933.
214. HEBEL, R., and STROMBERG, M. W.: Anatomy of the laboratory rat. Baltimore, Williams and Wilkins, 1976.
215. HEBERER, G.: Homo – unsere Ab- und Zukunft. Stuttgart, Deutsche Verlagsanstalt, 1968.
216. HEBERER, G.: Der Ursprung des Menschen. Unser gegenwärtiger Wissensstand. Stuttgart, Fischer, 1969.
217. HILL, W. C. O.: Primates. Comparative anatomy and taxonomy. 8 vols. Edinburgh, University Press, 1953–1974.
218. HOFER, H., SCHULTZ, A. H., und STARCK, D.: Primatologia, 4. Bde. Basel, Karger, 1956–heute.
Noch nicht vollständig.
219. HOWELL, A. B.: Anatomy of the wood rat. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1926.
220. HOWELL, A. B.: Aquatic mammals. Springfield, Illinois, Charles C. Thomas, 1930.
221. LE GROS CLARK, W. E.: On the anatomy of the pen-tailed tree-shrew (*Ptilocercus lowii*). Proc. Zool. Soc. London 1179–1309, 1926.
222. LE GROS CLARK, W. E.: Early forerunners of man. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1934.
Behandelt die Anatomie der niederen Primaten.
223. LE GROS CLARK, W. E.: History of the primates. 6th ed., London, British Museum (Natural History), 1958.
224. LE GROS CLARK, W. E.: The antecedents of man. Chicago, Quadrangle Books, 1960.
225. MATTHEWS, L. H.: The life of mammals. 2 vols. London, Weidenfeld and Nicolson, 1969.
226. MILLER, M. E. et al.: Anatomy of the dog. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1964.
Eine der detailreichsten Beschreibungen eines Säugetiers.

227. NICKEL, R., SCHUMMER, A., und SEIFERLE, E.: Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 5 Bd. (Bd. 1 u. 2 4. Aufl.) Berlin, Hamburg, Parey, 1973–1975.
228. NORRIS, K.: Whales, dolphins and porpoises. Berkeley, University of California Press, 1966.
229. REIGHARD, J. E., and JENNINGS, H. S.: Anatomy of the cat. 3rd. ed., New York, Henry Holt and Company, 1935.
230. SANDERSON, I. T.: Knaurs Tierbuch in Farben, Säugetiere. München und Zürich, Droemersch Verlagsgesellschaft Th. Knaur Nachfl., 1956.
231. SCHULTZ, A. H.: The life of primates. London, Weidenfeld und Nicolson, 1969.
232. SHARMAN, G. B.: Reproductive physiology of marsupials. *Science* 167, 1221–1228, 1970.
233. SIMPSON, G. G.: The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 88, 1–350, 1945.
234. SISSON, S., and GROSSMAN, J. D.: The anatomy of the domestic animals. 3rd ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1938.
Ausführliche Angaben über die Anatomie des Pferdes; Rind, Schaf, Schwein und Hund sind weniger eingehend abgehandelt.
235. SLIJPER, E.: Die Cataceen vergleichend anatomisch und systematisch. *Capita Zoologica* 7, 1936.
236. SLIJPER, E. J.: Whales. London, Hutchinson and Company, 1962.
237. STARCK, D., SCHNEIDER, R., und KUHN, H. J. (Hrg.): Neue Ergebnisse der Primatologie. Stuttgart, Fischer, 1967.
238. THENIUS, E.: Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Jena, Fischer, 1972.
239. VAUGHAN, T. A.: Mammalogy. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1972.
240. WALKER, E. P. (ed.): Mammals of the world. 2 vols. 3rd ed., Baltimore, The Johns Hopkins Press, 1975.
241. WARWICK, R., and WILLIAMS, P. L.: GRAY's anatomy. 35th ed., Edinburgh, Longman, 1973 (reprint 1975).
242. WEBER, M.; BURLET, H. M. DE, und ABEL, O.: Die Säugetiere. 2 Bde. 2. Aufl., Jena, Fischer, 1927–1928.
Standardwerk der Säugeranatomie und Säugersystematik.
243. WIMSTATT, W. A. (ed.): Biology of bats. 2 vols. New York, Academic Press, 1970.
244. WOLLARD, H. H.: The anatomy of *Tarsius spectrum*. *Proc. Zool. Soc. London* 70, 1071–1184, 1936.
245. YOUNG, J. Z.: The life of mammals. London, Oxford University Press, 1957.

Zellen und Gewebe

246. ANDREW, W., and HICKMAN, C. P.: Histology of the vertebrates. A comparative text. St. Louis, C. V. Mosby Company, 1974.
247. BALDWIN, E.: An introduction to comparative biochemistry. 4th ed., Cambridge, England, Cambridge University Press, 1975.
248. BARGMANN, W.: Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. 7. Aufl., Stuttgart, Thieme, 1977.
249. BIELKA, H.: Molekulare Biologie der Zelle. Stuttgart, Fischer, 1969.
250. BLOOM, W., and FAWCETT, D. W.: A textbook of histology. 10th ed., Philadelphia. W. B. Saunders Company, 1975.
251. BRACHET, J., and MIRSKY, A. E. (eds.): The cell. Biochemistry, physiology, morphology. 6 vols. New York, Academic Press, 1964.
252. BUCHER, O.: Cytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen mit Berücksichtigung der Histophysiologie und der mikroskopischen Diagnostik. 10. Aufl., Bern, Stuttgart, Wien, Huber, 1980.
253. COLE, C. A.: Comparative histology. New York, Blakiston Company, 1955.
254. KRAUSE, R.: Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig, De Gruyter, 1921–1923.
Vergleichende Histologie der Vertebraten, typische Schnittpräparate aus jeder Klasse.
255. KURTZ, S. M. (ed.): Electron microscopic anatomy. New York, Academic Press, 1964.
256. LEESON, C. R., and LEESON, T. S.: Histology. Philadelphia, 3rd ed., W. B. Saunders Company, 1976.

257. LE GROS CLARK, W. E.: The tissues of the body. 6th ed., London, New York, Oxford University Press, 1977.
258. MÖLLENDORF, W. VON (jetzige Herausgeber: OKSCHE, A. und VOLLRATH, L.): Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. I–VII. Berlin und Heidelberg, Springer, 1929–heute.
Wird fortlaufend durch Nachträge ergänzt und enthält u. a. eine große Anzahl vergleichend histologischer Angaben.
259. PATT, D. I., and PATT, G. R.: Comparative vertebrate histology. New York, Harper and Row, 1969.
260. Symposium on the cell (verschiedene Autoren). Sci. Am. 205 (3), 50–52; 100–238, 1961.
261. WINDLE, W. F.: Textbook of histology. 5th ed., New York, McGraw-Hill, 1976.

Embryologie

262. AREY, L. B.: Development anatomy. 7th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1974.
263. BALINSKY, B. I.: An introduction to embryology. 4th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1975.
264. BELLAIRS, R.: Developmental processes in higher vertebrates. London, Logo Press, 1971.
265. BODEMER, C. W.: Modern embryology. New York, Holt, Rinehart and Winston, 1968.
266. BRACHET, A., DALCQ, A., et GÉRARD, P.: Traité d'embryologie des vertébrés. 2^{me} éd., Paris, Masson et Cie, 1935.
267. CONKLIN, E. G.: The embryology of amphioxus. J. Morphol. 54, 69–151, 1932.
268. DAMAS, H.: Recherches sur le développement le *Lampetra fluviatilis* L. Contribution à l'étude de la céphalogenèse des vertébrés. Arch. Biol. 55, 1–284, 1944.
269. DE BEER, G. R.: Embryos and ancestors. 3rd ed., London and New York, Oxford University Press, 1958.
Eine meisterhafte, mittlerweile klassische Darstellung der Beziehungen zwischen Anatomie, Embryologie und Phylogenie.
270. DE HAAN, R. L., and URSPRUNG, H. (eds.): Organogenesis. New York, Holt, Rinehart, and Winston, 1965.
271. HADORN, E.: Experimentelle Entwicklungsforschung an Amphibien. Berlin, Göttingen, Heidelberg, Springer, 1961.
272. HAMILTON, W. J., BOYD, J. D., and MOSSMAN, H. W.: Human embryology. 4th ed., Baltimore, Williams and Williams, 1972.
273. HERTWIG, O.: Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I–III. Jena, Fischer, 1901–1906.
Ein umfassendes, gut gebildetes Werk, in manchen Angaben durch neuere Erkenntnisse überholt.
274. HÖRSTADIUS, S.: The neutral crest. London, Oxford University Press, 1950.
275. HUETTNER, A. F.: Fundamentals of comparative embryology of the vertebrates. 2nd ed., New York, Macmillan Company, 1949.
276. KERR, J. G.: Text-book of embryology. Vol. II. Vertebrata with the exception of mammals. London, Macmillan Company, 1919.
277. KORSCHULT, E., and HEIDER, K.: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. 2. Bde. Jena, Fischer, 1936.
278. KÜHN, A.: Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie. 2. Aufl., Berlin, Heidelberg, Springer, 1965.
279. LEHMANN, F. E.: Einführung in die physiologische Embryologie. Basel, Birkhäuser, 1945.
280. LILLIE, F. R., ed by HAMILTON, H. L.: Development of the chick. New York, Holt, 1952.
281. NELSEN, O. E.: Comparative embryology of vertebrates. New York, Blakiston Company, 1953.
282. PATTEN, B. M.: Early embryology of the pig. 3rd ed., New York, McGraw-Hill, 1948.
283. PATTEN, B. M.: Early embryology of the duck. 4th ed., New York, McGraw-Hill, 1951.
284. PATTEN, B. M.: Early embryology of the chick. 5th ed., New York, McGraw-Hill, 1971.
285. PATTEN, B. M., and CARLSON, B. M.: Foundations of embryology. 3rd ed., New York, McGraw-Hill, 1974.
286. PFLUGFELDER, O.: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsphysiologie der Tiere. Hamburg, Berlin, Parey, 1962.

287. ROMANOFF, A. L.: The avian embryo. New York, The Macmillan Company, 1960.
288. ROSENBAUER, K. A.: Entwicklung, Wachstum, Mißbildungen und Altern bei Mensch und Tier. Stuttgart, Wissensch. Verlagsges., 1969.
289. SAUNDERS, J. W.: Patterns and principles of animal development. New York, Macmillan, 1970.
290. SIEWING, R.: Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Tiere. Hamburg und Berlin, Parey, 1969.
291. SPEMANN, H.: Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung. Berlin, Springer, 1936.
292. STARCK, D.: Embryologie, 3. Aufl., Stuttgart, Thieme, 1975.
293. STARCK, D.: Die Frühphase der menschlichen Embryonalentwicklung und ihre Bedeutung für die Beurteilung der Säugeronotogenese. *Erg. Anat.* 35, 133–175, 1956.
294. TORREY, T. W.: Morphogenesis of the vertebrates. 3rd. ed., New York, Wiley and sons, 1971.
295. WADDINGTON, C. H.: The epigenetics of birds. London, Cambridge University Press, 1952.
296. WADDINGTON, C. H.: Principles of embryology. London, George Allen & Unwin, 1956.
297. WILLIER, B. H., WEISS, P. A., and HAMBURGER, V. (eds.): Analysis of development. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1955.
298. WITSCHI, E.: Development of vertebrates. Philadelphia, W. B. Saunders, 1956.

Haut

299. BAGNARA, J. T., and HADLEY, M. E.: Chromatophores and color change. Englewood Cliffs, N. Y., Prentice-Hall, 1973.
300. DU SHANE, G.: The embryology of vertebrate pigment cells. Part I: Amphibia. *Quart. Rev. Biol.* 18, 109–127, 1943. Part II: Birds. *Quart. Rev. Biol.* 19, 98–117, 1944.
301. ELIAS, H., and BORTNER, S.: On the phylogeny of hair. *Amer. Mus. Novit.* 1820, 1–15, 1957.
302. FINGERMAN, M.: Chromatophores. *Physiol. Rev.* 45, 296–339, 1965.
303. FOX, L. D.: Animal biochrome and structural colours. London, Cambridge University Press, 1953.
304. GORDON, M.: Pigment cell biology. Proc. of the 4th Conference on the biology of Normal and Atypical Pigment cell Growth. New York, Academic Press, 1959.
305. HARDY, J. D.: Physiology of temperature regulation. *Physiol. Rev.* 41, 521–606, 1961.
306. HARVEY, E. N.: Bioluminescence. New York, Academic Press, 1952.
307. KON, S. K., and COWIE, A. T.: Milk: The mammary gland and its secretion. New York, Academic Press, 1961.
308. LILLIE, F. R.: On the development of feathers. *Biological Reviews* 17, 247–266, 1942.
309. MADERSON, P. F. A. et al.: The vertebrate integument. Symposium. *Amer. Zool.* 12, 12–171, 1972.
310. MONTAGNA, W., and PARAKKAL, P. F.: The structure and function of skin. 3rd ed., New York, Academic Press, 1974. (Siehe auch *Sci. Am.* 212, 56–69, 1965.)
311. PARIS, P.: Recherches sur la glande uropygienne des oiseaux. *Arch. Zool. Expérimentale et Générale* 53, 132–276, 1914.
312. PARKER, G. H.: Animal color changes and their neurohumors. London, Cambridge University Press, 1948.
313. ROOK, A. J., and WALTON, G. S. (eds.): Comparative physiology and pathology of the skin. Philadelphia. F. A. Davis Company, 1965.
314. SCHAEFFER, J.: Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. Berlin und Wien, Urban und Schwarzenberg, 1940.

Skelet

315. BERGER, A. J.: The comparative functional morphology of the pectoral appendage in three genera of Cuculidae. *Amer. Midland Naturalist* 47, 513–605, 1952.
316. BRIEN, P.: Étude de la formation, de la structure des écailles des dipneustes actuels et de leur comparaison avec les autres types d'écailles des poissons. *Annalen Koninkl. Museum Midden – Afrika. Ser. 8°, Zool. Wetensch.* 108, 53–125, 1962.

317. DENISON, R. H.: The exoskeleton of early Osteostraci. *Fieldiana, Geol.* 11, 197–218, 1951.
318. EGGELING, H. VON: Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmaßen der Wirbeltiere. Jena, Fischer, 1911.
319. EMILIANOV, S.: Die Entwicklung der Rippen der Tetrapoden. (Russisch, deutsche Zusammenfassung). *Akad. Nauk. UdSSR. Travaux laboratoire de Morphologie évolutive* 1, 3, 1–95, 1933.
320. FISHER, H. I.: Adaptations and comparative anatomy of the locomotor apparatus of New World vultures. *Amer. Midland Naturalist* 35, 545–727, 1946.
321. FLOWER, W. H.: An introduction to the osteology of the Mammalia. 3rd ed., London, 1885 (Neuaufgabe bei Dover Press, New York, 1962).
Ein altes, aber recht nützliches, kleines Buch.
322. GADOW, H. F.: The evolution of the vertebral column. Cambridge, Cambridge University Press, 1933.
323. GEGENBAUR, C.: Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. *Morphol. Jb.* 22, 119–160, 1895.
324. GOODRICH, E. S.: On the dermal fin-rays of fishes living and extinct. *Quart. J. Microscopical Sc.* 47, 465–522, 1904.
325. GOODRICH, F. S.: On the scales of fish, living and extinct and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. London*, 1908, 751–774.
326. GRAY, J.: How animals move. London, Cambridge University Press, 1953.
327. GREGORY, W. K., MINER, R. W., and NOBLE, G. K.: The carpus of Eryops and the primitive cheiropterygium. *Bull. Amer. Mus. Natural Hist.* 48, 279–288, 1923.
328. GREGORY, W. K., and RAVEN, H. C.: Studies on the origin and early evolution of paired fins and limbs. *New York Acad. Sc.* 42, 273–360, 1944.
329. HAINES, R. W.: The evolution of epiphyses and of enchondral bone. *Biol. Rev.* 17, 267–292, 1942.
330. HAYEK, H.: Über den Proatlas und über die Entwicklung der Kopfgelenke bei Reptilien und Vögeln. *Morphol. Jb.* 53, 137–163, 1922.
331. JAYNE, H.: Mammalian anatomy, Part I. The skeleton of the cat. Philadelphia, 1898.
332. JÄRVIK, E.: Dermal fin rays and Holmgrens principle of delamination. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* (4) 6, 1–51, 1959.
333. JÄRVIK, E.: On the origin of girdles and paired fins. *Israel J. Zool.* 14, 141–172, 1965.
334. KÄLIN, J.: Über den Brustschulterapparat der Krokodile. *Acta zool.* 10, 343–399, 1929.
335. KERR, T.: The scales of primitive living actinopterygians. *Proc. Zool. Soc. London* 122, 55–78, 1952.
336. KINDAHL, M.: Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fußes bei *Talpa europaea* L. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.* 52, 267–273, 1942.
Die Arbeit enthält weitere Literaturzitate zur Entwicklung des Extremitätenskeletes der Insektivoren.
337. KLAATSCH, H.: Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. *Morphol. Jb.* 16, 97–202 u. 209–258, 1898.
338. KLIMA, M.: Die Frühentwicklung des Schultergürtels und des Brustbeins bei den Monotremen (Mammalia, Prototheria). *Erg. Anat. Entwicklgesch.* 47, 1–80, 1973.
339. KUMMER, B.: Bauprinzipien des Skelets. Stuttgart, Thieme, 1959.
340. KUMMER, B.: Funktioneller Bau und funktionelle Anpassung des Knochens. *Anat. Anz.* 110, 261–293, 1962.
341. KUMMER, B.: Biomechanik fossiler und rezenter Wirbeltiere. *Natur und Museum* 105, 156–167, 1975.
342. LACROIX, P.: L'organisation de tissu osseux. Liège, Desoer, 1949.
343. LEBENDINSKY, N. G.: Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Vogelbeckens. *Jenaische Z. Naturwiss. N. F.* 43, 647–774, 1913.
344. LUBOSCH, W.: Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Jena, Fischer, 1910.
345. MCLEAN, F. C., and URIST, M. R.: Bone. 3rd ed. Chicago, University of Chicago Press, 1968.
346. MILLER, A. E.: Note on the evolutionary history of the paired fins of elasmobranchs. *Proc. Roy. Soc. (Edinb.)* 65, 27–35, 1952.
347. MOLLIER, S.: Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. *Anat. H.* 3, 1–160, 1894; II. Das Cheiropterygium. *Anat. H.* 5, 435–529, 1895.

348. MOOKERJEE, H. K.: On the development of the vertebral column in Urodela. Phil. Trans. Roy. Soc. London (B) 218, 415–446, 1930.
349. MOOKERJEE, H. K.: On the development of the vertebral column in Anura. Phil. Trans. Roy. Soc. London, (B) 219, 165–196, 1931.
350. MOOKERJEE, H. K.: On the development of the vertebral column and its bearing on the study of organic evolution. Pres. adr. 23rd Ind. Sci. Congr. 23, 307–343, 1936.
351. MOSS, M. L.: Phylogeny of mineralized tissues. Int. Rev. gen. exper. Zool. 1, 297–331, 1964.
352. MOSS, M. L.: Comparative anatomy of vertebrate dermal bone and teeth. Acta anat. (Basel), 71, 178–208, 1968.
353. MOSS, M. L.: Bone, dentine and enamel and the evolution of vertebrates. Amer. Ass. Adv. Sc. publ. 89, 37–65, 1968.
354. MOSS, M. L.: Comparative histology of dermal sclerifications in reptiles. Acta anat. (Basel) 73, 510–533, 1969.
355. MURRAY, P. D. F.: Bones. A study of the development and structure of the vertebrate skeleton. London, Cambridge University Press, 1936.
356. ØRVIG, T.: Histological studies of placoderms and fossil elasmobranchs. I. The endoskeleton, with remarks on the hard tissues of lower vertebrates in general. Arkiv f. Zool. 2, 321–454, 1951.
357. PARKER, W. K.: A monograph on the structure and development of the shoulder girdle and sternum. London, Hardwicke, 1868.
358. PIPER, J.: On the evolution of vertebral column in birds, illustrated by its development in *Larus* and *Struthio*. Phil. Trans. Roy. Soc. London B 216, 285–351, 1928.
359. REYNOLDS, S. H.: The vertebrate skeleton. 2nd ed., Cambridge, 1913.
360. RICKENMANN, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie insbesondere des Beckens bei Catarrhinen. Acta anat. (Basel) 31, Suppl. 27, 1957.
361. ROMER, A. S.: Cartilage: An embryonic adaptation. Amer. Nat. 76, 394–404, 1942.
362. ROMER, A. S.: The osteology of reptiles. Chicago, University of Chicago Press, 1956.
363. ROMER, A. S.: The ancient history of bone. Ann. N. Y. Acad. Sci. 109, 168–176, 1963.
364. SCHAEFFER, B.: The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. Bull. Amer. Mus. Natural Hist. 78, 395–472, 1941.
365. SCHMALHAUSEN, J. J.: Zur Morphologie der unpaaren Flossen. Z. wiss. Zool. 100, 509–587, 1912; 104, 1–80, 1913.
366. SEELEY, H. G., and SEITZ, A. L. L.: Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenaufbau fossiler und rezenter Reptilien. Nova Acta Kais. Leopold. Carol. Deutsche Akad. Naturf. 87, 1907.
367. SEWERTZOV, A. N.: Evolution der Bauchflossen der Fische. Zool. Jb., Abt. Anat., 58, 415–500, 1934.
368. SHUFELDT, R. W.: Osteology of birds. Bull. New York State Museum 130, 5–381, 1909.
369. SLIJPER, E. J.: Biological-anatomical investigations on the bipedal gait and upright posture in mammals with special reference to a little goat, born without forelegs. Proc. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam, 45, 288–407, 1942.
370. SLIJPER, E. J.: Comparative biological-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. Verh. koninkl. Acad. van Wetensch. afd. Naturkde. 2te sect. dl. 42, No. 5, 1946.
371. STEINER, H.: Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Anat. Anz. 53, 513–542, 1921.
372. STEINER, H.: Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskelettes. Acta zool. 3, 307–366, 1922.
373. STEINER, H.: Beiträge zur Gliedmaßen-theorie: Die Entwicklung des Cheiropterygiums aus dem Ichthyopterygium. Rev. Suisse Zool. 42, 715–729, 1935.
374. WAKE, D. B.: Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. Memoirs, So. Calif. Acad. Sci. 4, 1–111, 1966.
375. WAKE, D. B.: Aspects of vertebral evolution in the modern Amphibia. Forma et Function 3, 33–60, 1970.
376. WATSON, D. M. S.: The evolution of the tetrapod shoulder girdle and fore-limb. J. Anat. 52, 1–63, 1917.
377. WEIDENREICH, F.: Über das Hüftbein und das Becken der Primaten und ihre Umformung durch den aufrechten Gang. Anat. Anz.: 44, 497–513, 1913.

378. WELSCH, U.: Über den Feinbau der Chorda dorsalis von *Branchiostoma lanceolatum*. Z. Zellforsch. 87, 69–81, 1968.
379. WESTOLL, T. S.: The lateral fin-fold theory and the pectoral fins of ostracoderms and early fishes, in: WESTOLL, T. S. ed.: Studies on Fossil Vertebrates. London, University of London, 180–211, 1958.
380. WILDER, H. H.: The skeleton system of *Necturus maculatus* Rafinesque. Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 5, 357–439, 1903.
381. WILLIAMS, E. E.: Gadow's arcualia and the development of tetrapod vertebrae. Quart. Rev. Biol. 34, 1–32, 1959.
382. WINCHESTER, L., and BELLAIRS, A. D'A.: Aspects of the development in lizards and snakes. J. Zool. London 181, 495–525, 1977.

Schädel

383. BELLAIRS, A. D'A.: The anterior brain-case and interorbital septum of Sauropsida with a consideration of the origin of snakes. J. Linnean Soc. London, Zoology, 41, 482–512, 1949.
384. BEMMELEN, J. F. VAN: Der Schädelbau der Monotremen. Semon's Zool. Forschungsreise, 3. Jenaische Denkschr. 6, 729–798, 1901.
385. BOCK, W.: Kinetics of the avian skull. J. Morphol. 114, 1–42, 1964.
386. BROCK, G. T.: On the development of the skull of *Leptodeira hotamboia*. Quart. J. Microscopical Sc. 73, 289–334, 1929.
387. CROMPTON, A. W.: The development of the chondrocranium of *Spheniscus demersus* with special reference to the columella auris of birds. Acta Zoologica 34, 71–146, 1953.
388. CROMPTON, A. W.: The evolution of the mammalian jaw. Evolution 17, 71–146, 1963.
389. DE BEER, G. R.: The development of the vertebrate skull. London and New York, Oxford University Press, 1937.
Dieser Monographie gingen eine Reihe von Einzelveröffentlichungen von De Beer und Mitarbeiter über das Cranium verschiedener Formen voraus. Ausführliche Bibliographie.
390. DAGET, J.: Le crâne des téléostéens. Mém. Mus. National Hist. Nat., Sér. A Zool. 31, 163–340, 1964.
391. DAMAS, H.: Recherches sur le développement de *Lampetra fluviatilis* L. Contribution à l'étude de la céphalogenèse des vertébrés. Arch. de Biol. 55, 1–284, 1944.
392. FLEISCHER, G.: Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkdl. Mitt. 21, 131–239, 1973.
393. FOX, H.: Development of the skull and associated structures in the Amphibia with special reference to the urodeles. Transact. Zool. Soc. London 28, 241–304, 1954.
394. FRAZZETTA, T. H.: A functional consideration of cranial kinesis in lizards. J. Morphol. 111, 287–319, 1962.
395. FRAZZETTA, T. H.: Adaptive problems and possibilities in the temporal fenestration of tetrapod skulls. J. Morphol. 125, 145–158, 1968.
396. FRICK, H.: Die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von *Myotis* KAUP. Stuttgart, Thieme, 1954.
397. FRICK, H.; und HECKMANN, U.: Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels. Acta anatomica (Basel) 24, 268–314, 1955.
398. FRICK, H., und STARCK, D.: Vom Reptil- zum Säugerschädel. Z. Säugetierkde. 28, 321–341, 1963.
399. FÜRBRINGER, M.: Über die spinooccipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. C. Gegenbaur 3, 349–788, 1897.
400. GAUPP, E.: Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte 15, 433–595, 1900.
401. GAUPP, E.: Die Reichertsche Theorie. Arch. Anat. Physiol., Suppl. 1912, 1–416, 1913.
402. GREGORY, W. K.: Fish skulls: A study of the evolution of natural mechanisms. Trans. Amer. Phil. Soc. 23, 75–481, 1933.
403. HOFER, H.: Untersuchungen über den Bau des Vogelschädels, besonders über den der Spechte und der Steißhühner. Zool. Jb., Abt. Anat., 69, 1–158, 1945.
404. HOFER, H.: Neuere Untersuchungen zur Kopfmorphologie der Vögel. Basel, Acta 11. Congrès International d'Ornithologie 1955, 104–137.

405. JOLLIE, M. T.: The head skeleton of the chicken and remarks on the anatomy of this region in other birds. *J. Morphol.* 100, 389–436, 1957.
406. JOLLIE, M. T.: The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica* 41, 1–64, 1960.
407. KAMPEN, P. N. VAN: Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morphol. Jb.* 34, 321–722, 1905.
408. KUHN, H. J.: Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus*. *Abh. Senck. Nat. Ges.* 528, 1–224, 1971.
409. LAKJER, T.: Studium über die Gaumenregion bei Sauriern im Vergleich mit Anamniern und primitiven Sauropsiden. *Zool. Jb., Abt. Anatomie* 49, 57–356, 1927.
410. LANG, Ch.: Das Cranium der Ratiten mit besonderer Berücksichtigung von *Struthio camelus*. *Z. wiss. Zool.* 159, 165–224, 1956.
411. MOORE, W. J.: The mammalian skull. Cambridge, London, New York, Cambridge University Press, 1981.
412. MÜLLER, H. J.: Die Morphologie und Entwicklung des Craniums von *Rhea americana* Linné. *Z. wiss. Zool.* 165, 221–319, 1961 und 168, 35–118, 1963.
413. PARKER, W. K.: Structure and development of the skull. Eine große Zahl von Veröffentlichungen (Strauß, *Rana*, Batrachia, *Salmo*, Schwein, Urodela, *Tropidonotus*, Lacertilia, *Acipenser*, *Lepistosteus*, Edentata und Insectivora, Vögel, Haie und Rochen, Crocodilia, *Opisthocomus*) in folgenden Zeitschriften: *Philos. Trans. Roy. Soc. London (B)* 156, 159, 161, 163, 164, 167, 169, 170, 173, 176, 1866–1885. *Trans. Zool. Soc.* 9, 10, 11, 13, 1875–1891. *Trans. Linnean Soc. London, Zoology*, 1, 2, 1875–1888.
Alte, aber gut illustrierte und wertvolle Arbeiten.
414. PEYER, B.: Die Entwicklung des Schädelskelettes von *Vipera aspis*. *Morphol. Jb.* 44, 563–621, 1912.
415. RADOVANOVIC, M.: Osteologie des Schlangenkopfes. *Jenaische Z. Naturwiss.* 71, 179–312, 1937.
416. REINBACH, W.: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasypus novemcinctus* LINNÉ (*Tatusia novemcincta* LESSON) I, II. *Z. Morphol. Anthropol.* 44, 375–444 u. 45, 1–72, 1952.
417. SCHAUMSLAND, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. *Speenodon, Callorhynchus, Chamaeleo*. *Zoologica (Stuttgart)* 16, 1–98, 1903.
418. SPATZ, W.: Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von *Tupaia glis* (DIARD, 1820). *Morphol. Jb.* 106, 321–416, 1964.
419. STARCK, D.: Zur Morphologie des Primordialcraniums von *Manis javanica* Desm. *Morphol. Jb.* 86, 1–122, 1941.
420. STARCK, D.: Das Cranium eines Schimpansenfetus (*Pan troglodytes* Blumenbach 1799) von 71 mm Sch.Stlg., nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten. *Morphol. Jb.* 100, 559–647, 1960.
421. STARCK, D.: Die Metamerie des Kopfes der Wirbeltiere. *Zool. Anz.* 170, 393–428, 1963.
422. VEIT, O.: Über das Problem Wirbeltierkopf. *Kempen, Thomas*, 1947.
423. VERSLUYS, J.: Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden. *Zool. Jb., Abt. Anatomie, Suppl.* 15, (2) 545–714, 1912.
424. VOIT, M.: Das Primordialcranium des Kaninchens mit Berücksichtigung der Deckknochen. *Anat. Hefte* 38, 1–192, 1909.

Muskulatur

425. BOURNE, G. H. (ed.): The structure and function of muscle. 4 vols. 2nd ed., New York, Academic Press, 1972–1974.
426. BRAUS, H.: Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. *Semon's Zoologische Forschungsreise in Australien* 1, 137–300, 1901.
427. CHENG, C. C.: The development of the shoulder region of the opossum, *Didelphys virginiana*, with special reference to the musculature. *J. Morphol.* 97, 415–471, 1955.
428. DRÜNER, L.: Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopf-Muskeln der Urodelen. *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 15, 435–622, 1902; 19, 361–690, 1904.
429. DUNLAP, D. G.: The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *J. Morphol.* 106, 1–76, 1960.
430. EDGEWORTH, F. H.: The cranial muscles of vertebrates. London, Macmillan Company, 1935.

431. ELLIOT, D. H.: Structure and function of mammalian tendon. *Biol. Rev.* 40, 392–421, 1965.
432. FISHER, H. I., and GOODMAN, D. C.: The myology of the whooping crane, *Grus americana*. Illinois Biological Monographs 24, No. 2, 1955.
433. FRICK, H.: Über die oberflächliche Facialismuskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. *Morphol. Jb.* 92, 199–255, 1951.
434. FRICK, H.: Über die Trigemini-muskulatur und die tiefe Facialismuskulatur von *Orycteropus aethiopicus*. *Z. Anat.* 116, 202–217, 1951.
435. FÜRBRINGER, M.: Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. *Jenaische Z. Naturwiss.* 36, 289–736, 1902. (Siehe dazu auch: *Jenaische Z. Naturwiss.* 7, 237–320, 1873; 8, 175–280, 1874; 34, 215–712, 1900. *Morphol. Jb.* 1, 636–816, 1875/76; ferner: Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 2 Bde., Jena und Amsterdam, Fischer, 1888.)
436. GEORGE, J. C., and BERGER, A. J.: Avian myology. New York, Academic Press, 1966.
437. GILBERT, P. W.: The origin and development of the human extrinsic ocular muscles. *Contrib. Embryol.* 36, 59–78, 1957.
438. GRUNDFEST, H.: Electric fishes. *Sc. Am.* 203, 115–120, 1960.
439. HAAS, G.: Die Kiefern-muskulatur und die Schädelmechanik der Schlangen in vergleichender Darstellung. *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 53, 127–198, 1931. (Siehe auch *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 52, 1–218, 1930.)
440. HOFER, H.: Zur Morphologie der Kiefern-muskulatur der Vögel. *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 70, 427–556, 1950.
441. HOWELL, A. B.: Morphogenesis of the shoulder architecture: Aves. *Auk* 54, 363–375, 1937.
442. HUBER, E.: Evolution of facial musculature and facial expression. Baltimore, Johns Hopkins University Press, 1931.
443. HUDSON, G. E.: Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. *Amer. Midland Naturalist* 18, 1–108, 1937.
444. HUXLEY, H. E.: The mechanism of muscular contraction. *Sc. Am.* 213, 18–27, 1965.
445. KERR, N. S.: The homologies and nomenclature of the thigh muscles of the opossum, cat, rabbit, and rhesus monkey. *Anat. Rec.* 121, 481–493, 1955.
446. KONIGSBERG, I. R.: The embryological origin of muscle. *Sc. Am.* 211, 61–66, 1964.
447. KRIEGLER, W.: Zur Myologie des Beckens und der Hinterextremität der Reptilien. *Morphol. Jb.* 101, 541–625, 1961.
448. LAKJER, T.: Studien über die Trigemini-versorgte Kaumuskulatur der Sauropsiden. Copenhagen, C. A. Reitzel, 1926.
449. LISSMANN, H. W.: On the function and evolution of electric organs in fish. *J. Exper. Biol.* 35, 151–191, 1958.
450. MAURER, F.: Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. *Morphol. Jb.* 26, 1–60, 1898.
451. NURSALL, J. R.: The lateral musculature and the swimming of fish. *Proc. Zool. Soc. London* 126, 127–143, 1956.
452. ROMER, A. S.: The development of the thigh musculature of the chick. *J. Morphol.* 43, 347–385, 1927.
453. ROMER, A. S.: The development of tetrapod limb musculature – the shoulder region of *Lacerta*. *J. Morphol.* 74, 1–41, 1944.
454. SCHUMACHER, G. H.: Funktionelle Morphologie der Kaumuskulatur. Jena, Fischer, 1961.
455. SEWERTZOFF, A. N.: Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda. *Bull. Soc. Impériale Naturalistes Moscou* (n. s.) 21, 1–430, 1907.
456. SHUFELDT, R. W.: The myology of the raven. New York, Macmillan Company, 1890.
457. STARCK, D., und BARNIKOL, A.: Beiträge zur Morphologie der Trigemini-muskulatur der Vögel (besond. der Accipitres, Cathartidae, Striges u. Anseres). *Morphol. Jb.* 94, 1–64, 1954.
458. STRAUS, W. L., and RAWLES, M. E.: An experimental study of the origin of the trunk musculature and ribs in the chick. *Amer. J. Anat.* 92, 471–510, 1953.
459. SULLIVAN, G. E.: Anatomy and embryology of the wing musculature of the domestic fowl (*Gallus*). *Aust. J. Zool.* 10, 458–518, 1962.
460. SY, M.: Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel. *J. Ornithologie* 84, 199–296, 1936.
461. WILDER, H. H.: The appendicular muscles of *Necturus maculosus*. *Zool. Jahrb. Suppl.* 15, 383–424, 1912.

Coelom

462. BROMAN, I.: Über die Entwicklung und Bedeutung der Mesenterien und Körperhöhlen bei Wirbeltieren. *Erg. Anat.* 15, 332–409, 1905.
463. BUTLER, G. W.: On the subdivision of the body-cavity in lizards, crocodiles, and birds. *Proc. Zool. Soc. London* 1889, 452–474; snakes 1892, 477–498.
464. FRICK, H.: Über den Anschluß der Verbindung zwischen Pleura und Perikard bei menschlichen Embryonen. *Z. Anat.* 114, 230–241, 1949.
465. KEITH, A.: The nature of the mammalian diaphragm and pleural cavities. *J. Anat. Physiol.* 39, 243–284, 1905.
466. MALL, F. P.: Development of the human coelom. *J. Morphol.* 12, 395–453, 1897.
467. SALZER, G. M.: Die Topogenese der Pleurahöhlen. *Z. Anat.* 122, 232–240, 1960.
468. WELLS, L. J.: Development of the human diaphragm and pleural sacs. *Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol.* 35, 107–134, 1954.

Mundhöhle, Kiemendarm, Schwimmblase, Lunge

469. ADAMS, W. E.: The cervical region of the Lacertilia. *J. Anat.* 74, 57–71, 1939.
470. APPELBAUM, E.: Enamel of sharks teeth. *J. Dent. Res.* 21, 251–257, 1942.
471. BALLANTYNE, F. M.: Air bladder and lungs; a contribution to the air bladder of fish. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 55, 371–394, 1927.
472. BIJTEL, J. H.: The structure and the mechanism of movement of the gill filaments in Teleostei. *Arch. Néerl. Zool.* 8, 267–288, 1949.
473. COMROE, J. H. jr.: The lung. *Sci. Am.* 214, 57–68, 1966.
474. COPELAND, D. E.: The cytological basis of chloride transfer in the gill of *Fundulus heteroclitus*. *J. Morphol.* 82, 201–227, 1948; 87, 369–380, 1950.
475. DAHLBERG, A. A. (ed.): Dental morphology and evolution. Chicago, University of Chicago Press, 1971.
476. EDMUND, A. G.: Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Contrib.* 52, Life Sciences Division, Royal Ontario Museum, Toronto, 1960.
477. GANS, C.: Strategy and sequence in the evolution of the external gas exchangers of ectothermal vertebrates. *Forma et Functio* 3, 61–104, 1970.
478. GAUNT, A. S. (ed.): Vertebrate sound production. *Amer. Zool.* 13, 1139–1255, 1973.
479. GIBBS, S. P.: The anatomy and development of the buccal glands of the lake lamprey (*Petromyzon marinus* L.) and the histochemistry of their secretion. *J. Morphol.* 98, 429–470, 1956.
480. GREGORY, W. K.: A half century of tritubercule. The Cope-Osborn theory of dental evolution, with a revised summary of molar evolution from fish to man. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 73, 169–317, 1934.
481. HARDER, W.: Die Entwicklung der Respirationsorgane beim Hering (*Clupea harengus* L.). *Z. Anat.* 118, 102–123, 1954.
482. HUGHES, G. M.: Comparative physiology of vertebrate respiration. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1963.
483. HUNTINGTON, G. S.: A critique of the theories of pulmonary evolution in the Mammalia. *Amer. J. Anat.* 27, 99–201, 1920.
484. JONES, F. R. H., and MARSHALL, N. B.: The structure and functions of the teleostean swimbladder. *Biol. Rev.* 28, 16–83, 1953.
485. KING, A. S.: Avian lungs and air sacs. *Int. Review General Exper. Zool.* 2, 171–267, 1966.
486. KLAPPER, C. E.: The development of the pharynx of the guinea pig with special emphasis on the fate of the ultimobranchial body. *Amer. J. Anat.* 79, 361–397, 1946.
487. LOCY, W. A., and LARSELL, O.: The embryology of the bird's lung. *Amer. J. Anat.* 19, 447–501, 1916.
488. MARSHALL, N. B.: Swimbladder structure of deep-sea fishes in relation to their systematics and biology. *Discovery Reports* 31, 1–122, 1960.
489. MILES, A. E. W., (ed.): Structural and chemical organization of teeth. 2 vols. New York, Academic Press, 1967.
490. MILLER, W. S.: The lung. 2nd. ed., Springfield, Ill., Charles C. Thomas, 1947.

491. MOSS, M. L.: Enamel and bone in shark teeth; with a note on fibrous enamel in fishes. *Acta anat.* (Basel) 77, 161–187, 1970.
492. MÜLLER, B.: The air sacs of the pigeon. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 1, 365–414, 1908.
493. ØRVIG, T.: Phylogeny of tooth tissues. In: *Structural and chemical organization of teeth*, New York. Academic Press. 45–110, 1967.
494. OWEN, R.: *Odontography – A treatise on the comparative anatomy of the teeth*. London, Hippolyte Bailliere, 1840.
495. PEYER, B.: *Comparative odontology*. Chicago, University of Chicago Press, 1968.
496. POLL, M.: Étude sur la structure adulte et la formation des sacs pulmonaires des protoptères. *Annalen Koninkl. Mus. Midden-Afrika. Ser. 8°. Zool. Wetensch.* 108, 131–171, 1962.
497. RAUTHER, M.: Zur vergleichenden Anatomie der Schwimmblase der Fische. *Erg. Zoologie* 5, 1–66, 1922.
498. SCHMIEDT-NIELSEN, K.: How birds breathe. *Sci. Amer.* 225, 72–79, 1971.
499. SCOTT, J. H., and SYMONS, N. B. B.: *Introduction to dental anatomy*. Edinburgh and London, E. and S. Livingstone, 1952.
500. SONNTAG, C. F.: The comparative anatomy of the tongues of the Mammalia. *Proc. Zool. Soc. London*, 1920, 115–129; 1921, 1–29, 277–322, 497–521, 741–755, 757–767; 1922, 639–657; 1923, 129–153; 515–529; 1924, 725–741, 743–755.
501. TIMS, H. W., and HENRY, C. B.: *Tomes' dental anatomy*. New York, Macmillan Company, 1923.
502. WOODLAND, W. N. F.: On the structure and function of the gas glands and retia mirabilia associated with the gas bladder of some teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London* 183–248, 1911.
503. WOSKOBOINIKOFF, M.: Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. *Zool. Jb., Abt. Anatomie*, 55, 315–488, 1932.

Darmkanal

504. BARRINGTON, E. J. W.: The supposed pancreatic organs of *Petromyzon fluviatilis* and *Myxine glutinosa*. *Quart. J. Microscopical Sci.* 85, 391–417, 1945.
505. BLAKE, I. H.: Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. *J. Morphol.* 50, 39–70, 1930; 60, 77–102, 1936.
506. BURGER, J. W.: Further studies on the function of the rectal gland in the spiny dogfish. *Physiol. Zool.* 35, 205–217, 1962.
507. CALHOUN, M. L.: *Microscopic anatomy of the digestive system of the chicken*. Ames, Iowa State College Press, 1954.
508. CORNELIUS, C.: Morphologie, Histologie und Embryologie des Muskelmagens der Vögel. *Morphol. Jb.* 54, 507–559, 1925.
509. ELIAS, H.: Liver morphology. *Biol. Rev.* 30, 263–310, 1955.
510. GORHAM, F. W., and IVY, A. C.: General function of the gall bladder from the evolutionary standpoint. *Field Museum Nat. History, Zool. Ser.* 22, 159–213, 1938.
511. GREENE, C. W.: Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon. *Bull. U. S. Bureau Fisheries* 32, 73–100, 1912.
512. HILL, W. C. O.: A comparative study of the pancreas. *Proc. Zool. Soc. London*, 1926, 581–631.
513. HIRSCH, G. C.: Magenlose Fische. *Zool. Anz., Ergänzungsbd.* 145, 302–326, 1950.
514. HOPKINS, G. S.: On the enteron of american ganoids. *J. Morphol.* 11, 411–442, 1895.
515. JACOBSHAGEN, E.: Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. II. *Jenaische Z. Naturwiss.* 49, 373–810, 1913.
516. KADEN, L.: Über Epithel und Drüsen des Vogelschlunds. *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 61, 421–466, 1936.
517. MITCHELL, P. C.: On the intestinal tract of birds; with remarks on the valuation and nomenclature of zoological characters. *Trans. Linnean Soc. London, Zoology* 8, 173–275, 1901.
518. MITCHELL, P. C.: On the intestinal tract of mammals. *Trans. Zool. Soc. London* 17, 435–536, 1906.
519. NEUMAYER, L.: Die Entwicklung des Darms von *Acipenser*. *Acta Zool.* 11, 39–150, 1930.

520. OGURI, M.: Rectal glands of marine and fresh water sharks, comparative histology. *Science* 144, 1151–1152, 1964.
521. PERNKOPF, E.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Vertebratenmagens. *Z. Anat.* 91, 329–390, 1930.
522. PETERSEN, H.: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarmes. *Jenaische Z. Naturwiss.* 43, 619–652, 1908; 44, 123–148, 1908.
523. ROGERS, T. A.: The metabolism of ruminants. *Sci. Am.* 198, 34–38, 1958.
524. ROUILLER, C. (ed.): The liver. New York, Academic Press, 1962.
525. SLIJPER, E. J.: Die physiologische Anatomie der Verdauungsorgane bei den Vertebraten. *Tabulae Biologicae* 21, 1–81, 1946.

Urogenitalsystem

526. BENTLEY, P. J., and FOLLETT, B. K.: Kidney function in a primitive vertebrate, the cyclostome *Lampetra fluviatilis*. *J. Physiol.* 169, 902–918, 1963.
527. BORCEA, J.: Recherches sur le système uro-genital des elasmobranchs. *Arch. Zoologie expér. générale* 4, 199–484, 1906.
528. BOYDEN, E. A.: The development of the cloaca in birds. *Amer. J. Anat.* 30, 163–201, 1922.
529. BUCHANAN, G., and FRASER, E. A.: The development of the urogenitalsystem in the Marsupialia with special reference to *Trichosurus vulpecula*. Part 1. *J. Anat.* 53, 35–95, 1918/19.
530. CHASE, S. W.: The mesonephros and urogenital ducts of *Necturus maculosus* Rafinesque. *J. Morphol.* 37, 457–532, 1923.
531. CONEL, J. L.: The urogenital system of myxinoids. *J. Morphol.* 29, 75–164, 1917.
532. EDWARDS, J. G.: Studies on aglomerular and glomerular kidneys. *Amer. J. Anat.* 42, 75–108, 1928; *Anat. Rec.* 44, 15–28, 1929.
533. EVERETT, H. B.: The present status of the germ-cell problem in vertebrates. *Biol. Rev.* 20, 45–55, 1945.
534. FOX, H.: The amphibian pronephros. *Quart. Rev. Biol.* 38, 1–25, 1963.
535. FRASER, E. A.: The development of the vertebrate excretory system. *Biol. Rev.* 25, 159–187, 1950.
536. GRADY, H. G., and SMITH, D. E. (eds.): The ovary. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1963.
537. GRAY, P.: The development of the amphibian kidney. *Quart. J. Microscopical Sc.* 73, 507–546, 1930; 75, 425–466, 1932; 78, 445–473, 1936.
538. HOLMGREN, N.: On the pronephros and the blood in *Myxine glutinosa*. *Acta Zool.* 31, 233–348, 1950.
539. HUBER, G. C.: On the morphology of the renal tubules of vertebrates. *Anat. Rec.* 13, 305–339, 1917.
540. KEMPTON, R. T.: Studies on the elasmobranch kidney. *J. Morphol.* 73, 247–263, 1943. *Biol. Bull* 104, 45–56, 1953.
541. KINDAHL, M.: Zur Entwicklung der Exkretionsorgane von Dipnoern und Amphibien, mit Anmerkungen bezüglich Ganoiden und Teleosteer. *Acta zool. (Stockh.)* 19, 1–190, 1938.
542. LEIGH-SHARPE, W. H.: The comparative morphology of the secondary sexual characters of elasmobranch fishes. *J. Morphol.* 34, 245–265, 1920; 35, 359–380, 1921; 36, 221–243, 1922; 42, 307–358, 1926.
543. MASCHKOWZEFF, A.: Zur Phylogenie der Geschlechtsdrüsen und der Geschlechtsabfuhrgänge bei den Vertebrata auf Grund von Forschungen betreffend die Entwicklung des Mesonephros und der Geschlechtsorgane bei den Acipenseridae, Salmoniden und Amphibien. *Zool. Jb., Abt. Anat.*, 59, 1–68, 201–276, 1935.
544. MASCHKOWZEFF, A.: Die morphologischen und phylogenetischen Beziehungen des Mesonephros zum Pronephros. *Morphol. Jb.* 75, 568–595, 1935.
545. MEYER, D. B.: The migration of primordial germ cells in the chick embryo. *Develop. Biol.* 10, 154–190, 1964.
546. MOORE, C. R.: The biology of the mammalian testis and scrotum. *Quart. Rev. Biol.* 1, 4–50, 1926.

547. ROULLIER, Ch., and MULLER, A. F. (eds.): The kidney. 3 vols. New York, Academic Press, 1969.
548. SCHMIDT-NIELSEN, K.: Salt glands. *Sci. Am.* 200, 101–116, 1959.
549. SEMON, R.: Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*. *Jenaische Z. Naturwiss.* 26, 89–203, 1892.
550. SMITH, H. W.: Water regulation and its evolution in fishes. *Quart. Rev. Biol.* 7, 1–26, 1932.
551. SMITH, H. W.: The kidney. London and New York, Oxford University Press, 1951.
552. SMITH, H. W.: From fish to philosopher. Boston, Little, Brown and Company, 1953.
Wirbeltierevolution mit der Evolution der Nieren als Leitmotiv.
553. SWIFT, C. J. H.: Origin and early history of primordial germ cells in the chick. *Amer. J. Anat.* 15, 483–516, 1914.
554. WITSCHI, E.: Migration of the germ cells of human embryos from the yolk sac to the primitive gonadal folds. *Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol.* 32, 67–80, 1948.
555. YOUNG, W. C. (ed.): Sex and internal secretion. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1961.

Kreislaufsystem

556. ABRAMSON, D. I. (ed.): Blood vessels and lymphatics. New York, Academic Press, 1962.
557. ADOLPH, E. F.: The heart's pacemaker. *Sci. Am.* 216, 32–37, 1967.
558. BARCLAY, A. K., FRANKLIN, K. J., and PRITCHARD, M. M. L.: The foetal circulation. Springfield, Ill., Charles C. Thomas, 1945.
559. BARNETT, C. H., HARRISON, J. R., and TOMLINSON, J. D. W.: Variations in the venous systems of mammals. *Biol. Rev.* 33, 442–487, 1958.
560. BENNINGHOFF, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Amphibienherzens und zur Phylogenie des Reizleitungssystems. *Morphol. Jb.* 51, 354–412, 1921.
561. BUGGE, J.: The heart of the african lungfish, *Protopterus*. *Vidensk. Medd. fra Dansk. Naturhist. Foren.* 123, 193–210, 1961.
562. BURNET, M.: The thymus gland. *Sci. Am.* 207, 50–57, 1962.
563. BUTLER, E. G.: The relative role played by the embryonic veins in the development of the mammalian vena cava posterior. *Amer. J. Anat.* 39, 267–353, 1927.
564. CHARDON, M.: Contributions à l'étude du système circulatoire lié à la respiration des Protopteriidae. *Annales Koninkl. Mus. Midden-Afrika, Ser. 8°, Zool. Wetensch.* 108, 53–99, 1962.
565. CHÈVREMONT, M.: Le système histiocytaire ou réticulo-endothélial. *Biol. Rev.* 23, 267–295, 1948.
566. CHIODI, V., and BORTOLAMI, R.: The conducting system of the vertebrate heart. Bologna, Edizione Calderini, 1966.
567. CONGDON, E. D.: Transformation of the aortic arch during the development of the human embryo. *Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol.* 14, 47–110, 1922.
568. COOPER, F. L. (ed.): Developmental immunology. *Amer. Zool.* 15, 1–213, 1975.
569. DAVIES, F., and FRANCIS, E. T. B.: The conducting system of the vertebrate heart. *Biol. Rev.* 21, 173–188, 1946.
570. DAVIS, D. D., and STOREY, H. E.: The carotid circulation in the domestic cat. Publications, Field Museum Nat. History, Zoology 28, 5–47, 1943.
571. DELONG, K. T.: Quantitative analysis of blood circulation through the frog heart. *Science* 138, 693–694, 1962.
572. DRINKER, C. K., and JAFFEY, J. M.: Lymphatics, lymph and lymphoid tissue. Cambridge, Harvard University Press, 1941.
573. FOXON, G. E. H.: Problems of the double circulation in vertebrates. *Biol. Rev.* 30, 196–228, 1955.
574. GOODRICH, E. S.: Note on the reptilian heart. *J. Anat.* 53, 298–304, 1919.
575. GREIL, A.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Herzens und des Truncus arteriosus der Wirbeltiere. *Morphol. Jb.* 31, 123–310, 1903.

576. GREIL, A.: Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus forsteri*. Semon's Zool. Forschungsreise in Australien 1, 661–1492, 1908–1913.
577. HEUSER, C. H.: The branchial vessels and their derivatives in the pig. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 15, 121–139, 1923.
578. HILL, W. C. O.: The blood-vascular system of *Tarsius*. Proc. Zool. Soc. London 123, 655–692, 1953.
579. HOCHSTETTER, F.: Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile, in: VOELTZKOW, A., Reise in Ostafrika 4, 1–139, 1906.
580. HUNTINGTON, G. S., and MCCLURE, C. F. W.: The development of the veins in the domestic cat. Anat. Rec. 20, 1–31, 1920.
581. JORDAN, H. E.: The evolution of blood-forming tissues. Quart. Rev. 8, 58–76, 1933.
582. KAMPFMEIER, O. F.: Evolution and comparative morphology of the lymphatic system. Springfield, Ill., Charles C. Thomas, 1969.
583. KERN, A.: Das Vogelherz. Morphol. Jb. 56, 264–315, 1926.
584. KROGH, A.: The anatomy and physiology of capillaries. New Haven, Yale University Press, 1929.
585. MATHUR, P. N.: The anatomy of the reptilian heart. Part I. *Varanus monitor* (Linné). Proc. Ind. Acad. Sci. B. 20, 1–29, 1944.
586. MAYERSON, H. S.: The lymphatic system. Sci. Am. 208, 80–90, 1963.
587. MILLER, J. F. A. P.: The thymus and the development of immunological responsiveness. Science 144, 1544–1551, 1964.
588. MOSSMAN, H. W.: Circulatory cycles in the vertebrates. Biol. Rev. 23, 237–255, 1948.
589. O'DONOGHUE, C. H.: The circulatory system of the common grass snake (*Tropidonotus natrix*). Proc. Zool. Soc. London, 1912, 612–647.
590. O'DONOGHUE, C. H.: The blood-vascular system of the tuatara, *Sphenodon punctatus*. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B) 210, 175–252, 1920.
591. O'DONOGHUE, C. H., and ABBOTT, E.: The blood-vascular system of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* Linn., and *Squalus sucklii* Gill. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 55, 283–890, 1928.
592. PADGET, D. H.: The development of the cranial venous system in man, from the viewpoint of comparative anatomy. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 36, 79–140, 1957.
593. PARSONS, T. S. (organizer): Functional morphology of the heart of vertebrates. Amer. Zool. 8, 177–229, 1968.
594. QUIRING, D. P.: Collateral circulation. Philadelphia, Lea and Febiger, 1949.
595. REAGAN, F. P.: A century of study upon the development of the eutherian vena cava inferior. Quart. Rev. Biol. 4, 179–212, 1929.
596. ROBERTSON, J. I.: The development of the heart and vascular system of *Lepidosiren paradoxa*. Quart. J. Microscopical Sc. 59, 53–132, 1913.
597. RUSZNYAK, I. et al.: Lymphatics and lymph circulation: Physiology and pathology. Oxford, Pergamon Press, 1960.
598. SATCHELL, G. H.: Circulation in fishes. Cambridge, England, Cambridge University Press, 1971.
599. SHEARER, E. M.: Studies on the embryology of circulation in fishes. Amer. J. Anat. 46, 393–459, 1930.
600. SHINDO, T.: Zur vergleichenden Anatomie der arteriellen Kopfgefäße der Reptilien. Anat. Hefte 51, 267–356, 1914.
601. WIGGERS, C. J.: The heart. Sci. Am. 196, 75–87, 1957.
602. WOOD, J. E.: The venous system. Sci. Am. 218, 86–96, 1968.
603. YOFFEY, J. M., and COURTICE, F. C.: Lymphatics, lymph, and lymphoid tissue. Cambridge, Mass., Harvard University Press, 1956.

Sinnesorgane

604. ALLIS, E. F., Jr.: Concerning the course of the laterosensory canals in recent fishes, pre-fishes, and *Necturus*. J. Anat. 68, 361–415, 1934.
605. ALLISON, A. C.: The morphology of the olfactory system in vertebrates. Biol. Rev. 28, 195–244, 1953.

606. ATZ, J. W.: Narial breathing in fishes and the evolution of internal nares. *Quart. Rev. Biol.* 27, 366–377, 1952.
607. BALDAUF, R. J., and HEIMER, L. (eds.): Vertebrate olfaction. *Amer. Zool.* 7, 385–432, 1967.
608. BARADI, A. F., and BOURNE, G. H.: Gustatory and olfactory epithelia. *Internat. Rev. Cytol.* 2, 289–330, 1953.
609. BELLAIRS, A. d'A., and BOYD, J. D.: The lachrymal apparatus in lizards and snakes. *Proc. Zool. Soc. London* 117, 81–101, 1947; 120, 269–309, 1950.
610. BERGEIJK, W. A. VAN: Evolution of the sense of hearing in vertebrates. *Amer. Zool.* 6, 371–377, 1966.
611. BURNE, R. H.: The anatomy of the olfactory of teleostean fishes. *Proc. Zool. Soc. London*, 1909, 610–662.
612. CAHN, P. H.: Lateral line detectors. Bloomington, Ind., Indiana University Press, 1967.
613. CHRANILOV, N. S.: Beiträge zur Kenntnis des Weberschen Apparates der Ostariophysi. *Zool. Jb., Abt. Anatomie*, 49, 501–597, 1927; 51, 323–462, 1929.
614. DEMPSTER, W. T.: The morphology of the amphibian endolymphatic organs. *J. Morphol.* 50, 71–120, 1930.
615. DETWEILER, S. R.: Vertebrate photoreceptors. New York, Macmillan Company, 1943.
616. DIJKGRAAF, S.: Bau und Funktionen der Seitenorgane und des Orlabyrinths der Fische. *Experientia* 8, 205–216, 1952.
617. DISLER, N. N.: Lateral line sense organs and their importance in fish behaviour. Moskva, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR., 1960.
618. EAKIN, R. M.: The third eye. Berkeley, University of California Press, 1973.
619. FÄNGE, R., SCHMIDT-NIELSEN, K., and OSAKI, H.: The salt gland of the herring gull. *Biol. Bull.* 115, 162–171, 1958.
620. FRISCH, K. VON: Über den Gehörsinn der Fische. *Biol. Rev.* 11, 210–243, 1936.
621. GAUPP, E.: Die Reichertsche Theorie (Hammer-, Amboß- und Kieferfrage). *Arch. Anat. Physiol., Suppl.* 1912, 1–416, 1913.
Darstellung der Evolution der Gehörknöchelchen der Säuger.
622. GUGGENHEIM, L.: Phylogenesis of the ear. Culver City, Calif., Murray and Gee, 1948.
623. HAAGEN-SMIT, A. J.: Smell and taste. *Sci. Am.* 186, 28–32, 1952.
624. HOLMGREN, N.: General morphology of the lateral sensory line system of the head in fishes. *Kungl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl.* (3) 20, 1–46, 1942.
625. KLEEREKOPER, H.: Olfaction in fishes. Bloomington, Ind., Indiana University Press, 1969.
626. LOWENSTEIN, O.: The equilibrium function of the vertebrate labyrinth. *Biol. Rev.* 11, 113–145, 1936.
627. MURRAY, R. W.: Evidence for a mechanoreceptive function of the ampullae of Lorenzini. *Nature* 179, 106–107, 1957.
628. NOBLE, G. K., and SCHMIDT, A.: The structure and function of the facial and labial pits of snakes. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 77, 263–288, 1937.
629. PARKER, G. H.: Smell, taste and allied senses in the vertebrates. Philadelphia, Lippincott Company, 1912.
630. PARSONS, T. S.: Studies on the comparative embryology of the reptilian nose. *Bull. Museum Comparative Zoology, Harvard*, 120, 104–277, 1959.
631. POLYAK, ST., ed. by H. KLÜVER: The vertebral visual system. Chicago, University of Chicago Press, 1957.
632. PUMPHREY, R. J.: The sense organs of birds. *Ibis* 90, 171–199, 1948. Annual report Smithsonian Inst. 1948, 305–330.
633. REED, H. D.: The morphology of the sound transmitting apparatus in caudate Amphibia. *J. Morphol.* 33, 325–375, 1920.
634. RETZIUS, G.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere. *Morphologisch-histologische Studien.* 2. Bd. Stockholm, 1881–1884.
635. ROCHON-DUVIGNEAUD, A.: Les yeux et la vision des vertébrés. Paris, 1943.
636. SEIFERT, K.: Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosomatiker. *Norm. u. pathol. Anatomie* 21, Stuttgart, Thieme, 1970.
637. STENSTRÖM, E. A.: The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. *Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl.* (3) 24, 1–195, 1947.
638. VERSLUYS, J.: Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia. *Zool. Jb., Abt. Anatomie*, 12, 161–406. 1898. (Siehe auch *Zool. Jb., Abt. Anatomie*, 18, 107–188, 1902.)

639. WALLS, G. L.: The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science. Bull. No. 19, 1942.
640. WERNER, S. C.: Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig, Georg Thieme, 1960.
641. WOLSTENHOLME, G. E. W., and KNIGHT, J. (eds.): Taste and smell in vertebrate. Ciba Foundation Symposium. London, J. and A. Churchill, 1970.
642. WRIGHT, M. E.: The lateral line system of sense organs. Quart. Rev. Biol. 26, 264–280, 1951.

Nervensystem

643. ADDENS, J. L.: The motor nuclei and roots of the cranial and first spinal nerves of vertebrates. Part I. Introduction, Cyclostomes. Z. ges. Anat. Abt. I, 101, 307–410. 1933.
644. ARIENS KAPPERS, C. U.: The evolution of the nervous system in invertebrates, vertebrates and man. Haarlem, Erven F. Bohn, 1929.
645. ARIENS KAPPERS, C. U., HUBER, G. C., and CROSBY, E. G.: The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. 2 vols. New York, Macmillan Company, 1936. *Eine Fundgrube von Angaben über die vergleichende Neurologie, die jedoch dem Nichtfachmann nicht leicht verständlich sind.*
646. ARONSON, L. R.: The central nervous system of sharks and bony fishes, with special reference to sensory and integrative mechanisms. In: GILBERT, P. W. (ed.): Sharks and survival. Boston, C. D. Heath, 1963, 165–241.
647. BARTELMER, G. W.: Mauthner's cell and the nucleus motorius tegmenti. J. Compar. Neurol. 25, 87–128, 1915.
648. BASS, A. D.: Evolution of nervous control from primitive organisms to man. Amer. Assoc. Adv. Sci. Publ. 52, 1959.
649. BLINKOV, S. M., and GLEZER, I. I.: Das Zentralnervensystem in Zahlen und Tabellen. Jena, Fischer, 1968.
650. BOEKE, J.: The autonomic (enteric) nervous system of *Amphioxus lanceolatus*. Quart. J. Microscopical Sc. 77, 623–658, 1935.
651. BOURNE, G. (ed.): The structure and function of nervous tissue. 3 vols. New York, Academic Press, 1968, 1969.
652. BRAUER, K., und SCHÖBER, W.: Katalog der Säugetiergehirne. Jena, Fischer, 1970.
653. BULLOCK, T. H.: The anatomical organization of the nervous system of Enteropneusta. Quart. J. Microscopical Sc. 86, 55–111, 1945.
654. CAMPENHOUT, E. VAN: Historical survey of the development of the sympathetic nervous system. Quart. Rev. Biol. 5, 23–50, 217–234, 1930.
655. CAUSEY, G.: The cell of Schwann. Edinburgh and London, E. and S. Livingstone, 1960.
656. COBB, S.: Notes on the avian optic lobe. Brain 86, 363–372, 1963.
657. COBB, S.: The brain of the emu, *Dromaeus novaehollandiae*. II. Anatomy of the principal nerve cell ganglia and tracts. Breviora. Mus. Compar. Zool. No. 250, 1–27, 1966.
658. COLE, F. J.: On the cranial nerves of *Chimaera monstrosa*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh 38, 631–680, 1897.
659. CONEL, J. L.: The development of the brain of *Bdellostoma stouti*. I. External growth changes. II. Internal growth changes. J. Compar. Neurol. 47, 343–403, 1929; 52, 365–499, 1931.
660. DETWEILER, S. R.: Neuroembryology. New York, Macmillan Company, 1936.
661. DOW, R. S.: The evolution and anatomy of the cerebellum. Biological Reviews 17, 179–220, 1942.
662. ECCLES, J.: The synapse. Sci. Am. 212, 56–69, 1965.
663. FRANZ, V.: Nervensystem der Akrainer. Jenaische Z. Naturwissenschaft 59, 401–526, 1923.
664. GANS, C., and CROSBY, E. C. (eds.): Recent advances in neuroanatomy. Amer. Zool. 4, 4–96, 1964.
665. GERHARD, L.: Atlas des Mittel- und Zwischenhirns des Kaninchens. Berlin, Göttingen, Heidelberg, Springer, 1968.
666. GOODRICH, E. S.: On the spinal nerves of the Myxinoidea. Quart. J. Microscopical Sc. 80, 153–158, 1937.

667. HASSLER, R., and STEPHAN, H. (eds.): Phylogenesis and ontogenesis of the forebrain. New York, Plenum Press, 1967.
668. HERRICK, C. J.: The cranial nerves of the bony fishes. J. Compar. Neurol. 9, 153–455, 1899 (s. auch 10, 265–322, 1900; 11, 177–249, 1901).
669. HERRICK, C. J.: The doctrine of nerve components and some of its applications. J. Compar. Neurol. 13, 301–312, 1903.
670. HERRICK, C. J.: Brains of rats and men. Chicago, University of Chicago Press, 1926.
671. HERRICK, C. J.: An introduction to neurology. 5th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1931.
672. HERRICK, C. J.: The brain of the tiger salamander. Chicago, University of Chicago Press, 1948.
673. HÖRSTADIUS, S.: The neural crest. London, Oxford University Press, 1950.
674. HUGHES, A.: The development of the peripheral nerve fiber. Biol. Rev. 35, 283–323, 1960.
675. IGARASHI, S., and KAMIYA, T.: Atlas of the vertebrate brain. Tokyo, University Press, 1972.
676. JENKINS, T. W.: Functional mammalian neuroanatomy. Philadelphia, Lea and Febiger, 1978.
677. JOHNELS, A. G.: On the peripheral autonomic system of the trunk region of *Lampetra planeri*. Acta Zoologica 37, 251–285, 1956.
678. JOHNSON, J. B.: The brain of *Acipenser*; a contribution to the morphology of the vertebrate brain. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 15, 59–263, 1901.
679. JOHNSTON, J. B.: The nervous system of vertebrates. Philadelphia, P. Blakiston's Son and Company, 1906.
680. KEMALI, M., and BRAIENBERG, V.: Atlas of the frog's brain. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 1969.
681. KINGSBURY, B. F.: On the brain of *Necturus maculatus*. J. Compar. Neurol. 5, 139–205, 1895.
682. KRIEG, W. J. S.: Functional neuroanatomy. Philadelphia, Blakiston Company, 1942.
Behandelt das menschliche Gehirn, jedoch mit vergleichend anatomischen Erörterungen und vielen ausgezeichneten Abbildungen.
683. KUHNENBECK, H.: The central nervous system of vertebrates. 5 vols. Basel, New York, Karger, 1967–1975.
684. KUNTZ, A.: The autonomic nervous system. 4th ed., Philadelphia, Lea and Febiger, 1953.
685. LARSELL, O.: The development of the cerebellum in man in relation to its comparative anatomy. J. Compar. Neurol. 87, 85–129, 1947.
686. LENTZ, T.: Primitive nervous system. New Haven, London, Yale University Press., 1968.
687. LINDSTRÖM, T.: On the cranial nerves of the cyclostomes with special reference to the N. trigeminus. Acta Zoologica 30, 315–458, 1949.
688. LLINAS, R. (ed.): Neurobiology of cerebellar evolution and development: Proceedings. Amer. Med. Ass. 1969.
689. MITCHELL, G. A. G.: Anatomy of the autonomic nervous system. Edinburgh, London, E. and S. Livingstone, 1953.
690. NICOL, J. A. C.: Autonomic nervous systems in lower chordates. Biol. Rev. 27, 1–49, 1952.
691. NIEUWENHUYIS, R.: Trends in the evolution of the actionopterygian forebrain. J. Morphol. 111, 69–88, 1962.
692. NORRIS, H. W.: Cranial nerves of *Siren lacertina*. J. Morphol. 24, 245–338, 1913.
693. NORRIS, H. W., and HUGHES, S. P.: The cranial, occipital and anterior spinal nerves of the dogfish. J. Compar. Neurol. 31, 293–395, 1920.
694. PAPEZ, J. W.: Comparative neurology. New York, Thomas Y. Crowell Company, 1929.
(Reprinted 1961).
Vor allem im Hinblick auf Faserverbindungen veraltet, hinsichtlich der vergleichenden Betrachtungen dennoch nützlich.
695. PETRAS, J. M., and NOBACK, C. R. (eds.): Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate central nervous system. Ann. N. Y. Acad. Sci. 167, 1–513, 1969.
Arbeiten zahlreicher führender Autoren, die eine wirklich vergleichende Übersicht ermöglichen.
696. PORTMANN, A.: Études sur la cérébralisation chez les oiseaux. Alauda 14, 2–20, 1946; 15, 1–15, 1947.
697. RANSOM, S. W., and CLARK, S. L.: The anatomy of the nervous system. 10th ed., Philadelphia, W. B. Saunders, Company, 1959.
698. RETZLAFF, E.: A mechanism for excitation and inhibition of the Mauthner's cells in teleosts. J. Compar. Neurol. 107, 209–225, 1957.

699. SARNAT, H. J., and NETSKY, M. G.: Evolution of the nervous system. New York, Oxford University Press, 1981.
700. SCHNEIDER, R.: Morphologische Untersuchungen am Gehirn der Chiroptera (Mammalia). Abh. senckenb. naturforsch. Ges. 495, 1–92, 1957.
701. SILÉN, L.: On the nervous system of *Glossobalanus marginatus* Meek. Acta Zoologica 31, 149–175, 1950.
702. SNIDER, R. S.: The cerebellum, Sci. Am. 199, 84–90, 1958.
703. STEFANELLI, A.: The Mauthnerian apparatus in the Ichthyopsida. Quart. Rev. Biol. 21, 17–34, 1951.
704. STENSIÖ, E. A.: The brain and the cranial nerves in fossil, lower craniate vertebrates. Skrifter Norske Videnskaps-Akademi Oslo. Mat.-Naturv. Klasse, Ny Serie 13, 1–120, 1963.
705. STETTNER, L. J., and MATYNIAK, K. A.: The brain of birds. Sci. Am. 218, 64–77, 1968.
706. STRONG, O. S.: The cranial nerves of Amphibia. J. Morphol. 10, 101–230, 1895.
707. TILNEY, F.: The brain from ape to man. 2 vols. New York, Paul B. Hoeber, 1928. *Schließt die niederen Primaten ein.*
708. TRETJAKOFF, D.: Das periphere Nervensystem des Flußneunauges. Z. wiss. Zool. 129, 359–952, 1927.
709. WATKINSON, G. B.: The cranial nerves of *Varanus bivittatus*. Morphol. Jb. 35, 450–472. 1906.
710. WEED, L. W.: The development of the cerebro-spinal spaces in pig and in man. Carnegie Inst. Washington, Contrib. Embryol. 5, 3–116, 1917.
711. WEISS, P. A.: In vitro experiments on the factors determining the course of the outgrowing nerve fiber. J. Exper. Zool. 68, 393–448, 1934.
712. WILLARD, W. A.: The cranial nerves of *Anolis carolinensis*. Bull. Museum of Comparative Zoology, Harvard, 59, 17–116, 1915.
713. WORTHINGTON, J.: The descriptive anatomy of the brain and cranial nerves of *Bdellostoma dombeyi*. Quart. J. Microscopical Sci. 57, 137–181, 1906.
714. WURTMANN, R. J., AXELROD, J., and KELLY, D. E.: The pineal. New York, Academic Press, 1968.
715. YNTEMA, C. L., and HAMMOND, W. S.: The development of the autonomic nervous system. Biol. Rev. 22, 344–359, 1947.
716. YOUNG, J. Z.: On the autonomic nervous system of the teleostean fish, *Uranoscopus scaber*. Quart. J. Microscopical Sc. 74, 492–525, 1931.
717. YOUNG, J. Z.: The autonomic system of selachians. Quart. J. Microscopical Sc. 75, 571–624, 1933.
718. ZEMAN, W., and INNES, J. R. M.: Craigie's neuroanatomy of the rat. New York, Academic Press, 1963.

Endokrine Organe

719. BARGMANN, W.: Das Zwischenhirn-Hypophysensystem. Berlin und Heidelberg, Springer, 1954.
720. BARGMANN, W.: The neurosecretory system of the diencephalon. Endeavour 19, 125–133, 1960.
721. BARGMANN, W., and SCHARRE, B.: Aspects of neuroendocrinology. Berlin, Heidelberg, New York, Springer, 1970.
722. BARRINGTON, E. J. W.: Textbook of comparative endocrinology. 2nd ed., Oxford, Oxford University Press, 1975.
723. BERN, H. A.: Hormones and endocrine glands of fishes. Science 158, 455–462, 1967.
724. BOYD, J. D.: The development of the thyroid and parathyroid glands and the thymus. Ann. Roy. Coll. Surgeons England 7, 455–471, 1950.
725. CHESTER JONES, I.: The adrenal cortex. London, Cambridge University Press, 1957.
726. DODD, J. M., and KERR, T.: Comparative morphology and histology of the hypothalamoneurohypophysial system. Symposium 9, Zool. Soc. London: 9–27, 1963.
727. EULER, U. S. VON, and HELLER, H. S. (eds.): Comparative endocrinology. New York, Academic Press, 1963.
728. FIELDS, W. S., GUILLEMIN, R., and CARTON, C. A. (eds): Hypothalamic-hypophysial interrelationships. A symposium. Houston, Baylor University College of Medicine, 1956.

729. GOLDSMITH, E. D.: Phylogeny of the thyroid: descriptive and experimental. *Ann. New York Acad. Sc.* 50, 282–316, 1949.
730. GORBMAN, A. (ed.): Recent developments in endocrinology. *Amer. Zool.* 7, 81–169, 1967.
731. GORBMAN, A., and BERN, A.: A textbook of comparative endocrinology. New York, John Wiley and Sons, 1962.
732. GREEN, J. D.: The comparative anatomy of the hypophysis with special reference to its blood supply and innervation. *Amer. J. Anat.* 88, 225–311, 1951.
733. GROSSMAN, M. I.: Gastrointestinal hormones. *Physiol. Rev.* 30, 33–90, 1950.
734. HOLMES, R. L., and BALL, J. N.: The pituitary gland. A comparative account. Cambridge, England, Cambridge University Press, 1974.
735. LYNN, G. W., and WACHOWSKI, H. E.: The thyroid gland and its functions in coldblooded vertebrates. *Quart. Rev. Biol.* 26, 123–168, 1951.
736. MACCHI, I. A., and GAPP, D. A. (eds.): Comparative aspects of the endocrine pancreas. *Amer. Zool.* 13, 565–709, 1973.
737. MARSHALL, F. H. A.: The physiology of reproduction. London, Longmans, Green, 1960.
738. MATTY, A. J.: Endocrine glands in lower vertebrates. In: *Internat. Rev. General and Experimental Zoology*, 2, 44–138, 1966.
739. NORRIS, D. O.: Vertebrate endocrinology. Philadelphia, Lea and Febiger, 1980.
740. NORRIS, H. W.: The plagiostome hypophysis, general morphology and types of structure. Lancaster, Science Press, 1941.
741. PICKFORD, G. E., PALAY, S. L., CHAMBERS, H. A., and ATZ, E. H.: Fish endocrinology. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection* 14, 1–16, 1953.
742. SCHARRER, E. and B.: Neuroendocrinology. New York, Columbia University Press, 1963.
743. TURNER, C. D.: General endocrinology. 6th ed., Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1976.
744. VILLEE, D. B.: Human endocrinology. A developmental approach. Philadelphia, W. B. Saunders Company, 1975.
745. WATZKA, M.: Vergleichende Untersuchungen über den ultimobranchialen Körper. *Z. mikroskop.-anat. Forschung* 34, 485–533, 1933.
746. WILKINS, L.: The thyroid gland. *Sci. Am.* 202, 119–129, 1960.
747. WURTMAN, R. J., and AXELROD, J.: The pineal gland. *Sci. Am.* 213, 50–60, 1965.
748. YOUNG, W. C. (ed.): Sex and internal secretion. Baltimore, Williams and Wilkins Company, 1961.

Sachregister

Alle Zahlen bezeichnen Seitenzahlen. Zahlen in gewöhnlichem Druck beziehen sich auf die Textdarstellung, *kursiv* gedruckte Zahlen weisen auf Abbildungen hin. Deutsche Tiernamen wurden nur in Ausnahmefällen in das Register aufgenommen, entsprechende Verweise sind unter der lateinischen Bezeichnung der jeweiligen systematischen Kategorie angegeben. Zusammengesetzte Termini sind in der Reihenfolge der Wörter aufgenommen, z. B. „adrenales Gewebe“ und nicht „Gewebe, adrenales“.

- Abdomen 2
- Abdominalporen 293, 370, 381, 386, 389
- Abdominalvenen s. Vv. abdominales
- Abomasus 345, 345
- Acanthodes*, Brustflosse 205
- , Neurocranium 220
- , Visceralskelet 220
- Acanthodii* 59, 59, 547
- , Brustflosse 197, 205
- , Neurocranium 220
- , Visceralskelet 220
- Acanthopterygii* 69
- , Brustflosse 205
- Accipitri* 88
- Acetabulum* 201, 202, 202
- Acetylcholin* 484
- Achillessehne 277, 278, 279
- Achsenskelet 177 f.
- Achsenzylinder der Nerven-faser 474
- Acipenser* 65
- , Brustflosse 271
- , Kiemen 320
- , Urogenitalsystem 382
- , Verdauungstrakt 340
- acoeler Wirbel 178, 178
- acrodonte Zahnbefestigung 304, 305, 312
- Acrion 188, 200, 200
- ACTH 533
- Actinopterygii 64 f., 64–70, 547
- , Bauchflosse 206
- , Brustflosse 205
- , Ganoidschuppe 173, 174
- , Hautknochen 173, 174
- , Kiemen 320, 324
- , Kloake 389, 390
- , Lungen 328 f., 329
- , paarige Flossen 207
- , Rückenflosse 174
- , Schädel 67, 231, 232, 234
- , Schultergürtel 197, 198
- , Schwanzflosse 194 f., 194
- , Schwimmblase 326, 326
- , Unterkiefer 252
- , Urogenitalorgane 366, 367
- , Verdauungstrakt 340
- , Zähne 309 f.
- Actinotrichia* 174, 175
- Acustico-Lateraliskerne 510
- Adamantoblasten 306
- Adaptation 12
- Adenohypophyse 503, 528, 528, 529
- ADH 533
- Aderhaut s. Choroidea
- Adiuretin-Vasopressin 533
- adrenales Gewebe 539
- Adrenalin 484, 540
- Adrenalkörper 540
- Adrenalorgan 537
- Adrenocorticoide 538
- adrenocorticotropes Hormon 533
- Adventitia 405, 406
- Aeluroidea 99 f., 552
- äußere Befruchtung 392
- Genitalien 392, 393
- Kiemen 63, 324, 325
- Nasenöffnung 226, 227, 227, 231, 238, 246, 247, 249, 302, 443
- äußerer Gehörgang s. Meatus acusticus externus
- äußeres Ohr 464 f.
- Affen s. Primates
- Afterbucht s. Proctodaeum
- Agkeistrodon* 80
- Agnatha 45 f., 545 f.
- , Branchialnerven 491, 491
- , Kiemen 318, 321 f., 323
- , Visceralskelet 220
- Agonidae 70
- Aistopoda 72, 73, 548
- aktiver Transport 112
- Akkommodation 450
- akzessorische Atmungsorgane 322, 327
- Ala orbitalis* 220
- Ala temporalis* 220
- Albumin 395
- Aldosteron 538
- Alisphenoid 236, 238–240, 241, 242, 244, 245, 245
- Alisphenoidkanal 245, 245
- Allantois 134, 142, 143, 144, 337, 338, 363
- Allantoisgang 372
- Allantoisgefäße 435 f.
- Alligator*, Beckengürtel 203
- , Fußskelet 217
- , Gehirn 506, 509, 510
- , Handskelet 215
- , Schädel 247, 251
- , Unterkiefer 252
- Allometrien 17
- Allomorphosis 17
- Allosaurus*, Fußskelet 217
- , Handskelet 215
- Allotheria 91, 550
- Alluvium 43
- Altzeit 42
- Alveoli pulmonis 328, 330, 332
- amakrine Zellen 453
- Amblyrhynchus*, Zähne 311
- Ambystoma*, Gl. thyroidea 534
- , Schädel 220, 246, 250
- , Visceralskelet 220
- Amboß s. Incus

- Amia* 66, 67, 67, 547
 –, Bauchflosse 206
 –, Brustflosse 205
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Schädel 232
 –, Schwimmblase 326, 327
 –, Unterkiefer 252
 –, Urogenitalorgane 366
 –, Wirbel 180, 181, 182
Ammocoetes 48
 –, Cardinalvenen 421
 –, Hypophysengang 300
 –, Kiemendarm 323, 323
Amnion 134, 142, 144, 337
Amnionfalten 134
Amnionhöhle 134, 135, 143, 144
Amniota 46, 545
 –, äußeres Ohr 464 f.
 –, Arterienbogen 411, 412 f., 414, 415
 –, Entwicklungsstadien 142, 143
 –, Genitalorgane 384
 –, Herz 429
 –, Kiemendarm 325
 –, Mittelohr 464 f., 465, 466
 –, Niere 368 f., 368, 369
 –, Nierenentwicklung 362 f., 363
 –, Oviduct 383 f., 384
 –, Wirbel 177, 177, 178
Amphiarthrosen 172
Amphibia 44, 46, 71 f., 72, 73, 548
 –, äußere Kiemen 324 f.
 –, äußeres Ohr 471
 –, Arterienbogen 410 f., 410, 411, 414
 –, Auge 446
 –, Beckengürtel 201, 202, 202
 –, Blastula 123, 123, 128
 –, Blutgefäße 410
 –, Blutkreislauf 432
 –, Blutzellen 396
 –, branchiogene Organe 334
 –, Endhirnhemisphären 516, 518
 –, Entwicklung der äußeren Körperform 140, 141
 –, Extremitätenskelet 280 f.
 –, Femur 212
 –, Furchung 123, 123
 –, Fußskelet 217, 218
 –, Gastrulation 129, 130
 –, Gehirn 506, 509
 –, Geruchsorgan 443
 –, Gl. thyreoida 534
 –, häutiges Labyrinth 460 f., 461, 463, 466–470, 467 f.
 –, Handskelet 215
 –, Hauptvenenstämm 418
 –, Haut 150, 150
 –, Herz 429, 430
 –, Hörorgan 471, 471
 –, Humerus 211
 –, Hypophyse 531
 –, Jakobsonsches Organ 444, 445
 –, Kiemenbogenarterien 411
 –, Kiemenbogenderivate 220, 221, 223
 –, Kiemendarm 321
 –, Kiemenspalten 325
 –, Kopfvenensystem 420
 –, Larvalstadium 141
 –, Lungen 330, 330
 –, Lymphgefäße 425, 426
 –, Magen 343, 344
 –, Mesodermentwicklung 130, 138
 –, Mittelohr 466
 –, Mundhöhlendach 301
 –, Nasenhöhle 444
 –, Nebenniere 539
 –, Nephron 358
 –, Neurocranium 220, 251
 –, Neurula 138, 141
 –, Niere 365 f., 367
 –, Operculum der Kiemenkammer 325
 –, Operculum des Ohres 471, 471
 –, Phalangenformel 214, 218
 –, präsumptive Keimblätter 128
 –, Rippen 188
 –, Rumpfmuskulatur 264, 266
 –, Schädel 226, 228 f., 246, 247, 249, 250, 251
 –, Schultergürtel 188, 198, 199, 208
 –, Skelet 185
 –, Stammbaum 71
 –, Stellung d. Extremitäten 209, 210
 –, Sternalapparat 188
 –, Telencephalon 516, 517, 518
 –, Unterkiefer 252, 253 f.
 –, Urogenitalorgane 365, 367
 –, Venensystem 418
 –, Verdauungstrakt 341
 –, Visceralskelet 220
 –, Vorderextremität 208
 –, Wirbel 180–182, 181
 –, Zähne 311
amphicoeler Wirbel 177, 178
Amphioxus 23, 546, s. auch *Branchiostoma*
Amphisbaena 80
 –, Kopfvenensystem 420
Amphisbaenia 80 f., 80, 549
Amphistylie 191, 223
Ampulla(e) canalis semicircularis 461, 462, 468
 –, ductus deferentis 58, 387, 388
 –, testis 379
Anabas testudineus 70
 –, akzessorische Atmungsorgane 322, 328
Analflosse 55, 69, 184, 192, 193
Analogie 12
Anal sack 389
Anamnia 46, 545
 –, Opisthonephros 365 f., 366, 367
 –, Wirbel 179 f., 180–182
Anapsida 77, 78, 78, 548
anapsider Schädeltyp 78, 248
Anas, Schädel 249
Anaspidia 49, 51, 546
 –, Visceralskelet 220
Anastomosis caudalis, inter-subcardinalis, sub-supra-cardinalis 423
anatomische Fachausdrücke 555 f.
 – Terminologie 19
Ancylopoda 553
Androgene 541
Androstendion 542
Androsteron 538
Angioblasten 398
Angiotensin 543
Anglaspis 52
Anguilla, Magen 343
Angulare 184, 231, 232, 249, 252, 253, 254
Ankylosauria 84, 549
Ankylosaurus 84
Annelida 34, 35
Anolis, Hirnnerven 488
Anser, Gehirn 507, 510
 –, Handskelet 215
Anseriformes 88
Anthracosauria 74, 548
Antiarchi 53, 54, 547
Antikörper 402
Antilocapridae 553
Anura 71, 548
 –, Beckengürtel 202, 202
 –, Blastula 123, 123
 –, Extremitätenmuskulatur 280 f.
 –, Furchung 123, 123
 –, Fußskelet 217
 –, Gastrulation 129, 130
 –, Handskelet 215
 –, Kiemenbogenderivate 221
 –, Nebenniere 539
 –, Schädel 246, 247, 250
 –, Schultergürtel 199, 200
 –, Wirbel 180, 182
Anus 4 f., 28, 48, 58, 69, 340, 389
Aorta caudalis = *A. caudalis* 408
 – dorsalis 48, 408, 408–410, 413–415, 434, 435
 – ventralis 48, 407, 408, 409
 –, Gefäßsegment 417
Aortenbogen 410, 412 f., 414, 415, 430
Apatosaurus 83
Apertura lateralis recessus scalae tympani 468
Aplodontia 554
Apoda 71 f., 548, s. auch *Gymnophiona*
Apodiformes 88

- apokrine Drüsen 159
- Aponeurose 261
- Apophysen 170
- Appendicularia 28
- Appendix (-ces) pyloricae 69, 340, 347
 - testis 384
 - vermiformis 349
- Apteryx* 87
 - , Beckengürtel 203
- Aquaeductus cerebri 504, 504, 507, 508
- Aquila*, Skleralring 449
- Arachnoidalzotte 497
- Arachnoidea 36
 - encephali, spinalis 497, 497, 528
- Araeoscelidia 78, 79, 549
- Araeoscelis* 79
- Archaeoceti 106, 554
- Archaeopteryx* 86, 86, 550
- Archaeornithes 86, 86, 550
- Archenteron 126, 127, 137, 299, 337
- Archeria*, Beckengürtel 202
- Archipallium 516, 517, 518, 520, s. auch Hippocampus
- Archipterygium 205, 206, 207
- Archosauria 78, 81, 83, 549
 - , Beckengürtel 202, 203, 204
 - , Bipédie 204
 - , Schädel 78, 249
 - , Stammbaum 82
- Arctoidea 99, 552
- Arctolepis* 53
- Arcualia 179
- Area calcarina 516
 - centralis retinae 446, 454
- Art 20
- Arteria(e) allantoidea 435
 - axillaris 417
 - brachialis 417, 433
 - branchiales 409, 413
 - carotis communis 410, 412, 414, 430
 - carotis externa 410, 411, 416
 - interna 409–411, 411, 413, 415, 416
 - caudalis 408, 409, 410, 416
 - coeliaca 409, 410, 417
 - coeliaco-mesenterica 410
 - coronariae 428
 - dorsalis penis 393
 - femoralis 418
 - hepatica 419
 - hypobranchialis mediana 409
 - iliaca 409, 410, 418
 - infraorbitalis 416
 - intercostalis 433
 - interlobularis hepatis 350
 - interossea 433
 - ischiadica 418
 - lienalis 401
 - lienogastrica 409
 - lingualis 411, 416
 - mandibularis 409
 - maxillaris 416
 - mesentericae 409, 410, 417
 - orbitalis 415, 416
 - peronaea 418
 - poplitea 418
 - pulmonalis 329, 410, 412, 414, 415, 430
 - renalis 369
 - spiracularis 409
 - stapedialis 410, 415, 416
 - subclavia 409, 410, 414, 417, 430, 433
 - supraorbitalis 416
 - temporalis 409, 410
 - tibiales 418
 - thoracica int. 433
 - umbilicales 435, 435
 - vertebralis 438
 - vitellinae 434, 434, 435
- Arterien 5, 394, 405 f., 406
 - des Kopfes 415 f., 416
 - – Rumpfes und der Extremitäten 416 f., 417
 - , Wandstruktur 405 f., 406
- Arterienbogen 407 f., 408–410, 413–415, 435
- Arteriensystem 407 f., 408–411, 413–417
- Arteriola afferens, efferens, Glomerulus 356
- Arteriolen 403, 404, 405
- arteriovenöse Anastomosen 403, 404
- Arthrodira 53, 54, 546
- Arthropoda 34, 36
- Articulare 69, 184, 234, 240, 252–254, 253 f., 465, 466
- Artiodactyla 103, 553
 - , Handskelet 214
 - , Reduktion der Finger u. Zehen 214, 218
 - , Stammbaum 104
- Ascapus*, Handskelet 215
- , Schultergürtel 198
- Ascidien 28, 28–30
- Assoziationsbahnen 522
- Assoziationsneuron s. Schaltneuron
- Assoziationszentren 500
- Astigmatismus 449
- Astragalus 214, 216, 217, 218
- Astrapotheria 552
- Astrozyten 474, 497
- Asymmetrien des Körpers 9
- Asymmetron* 23, 546
- Atemzentrum 502
- Atlas 186, 186
- Atrioporus, *Branchiostoma* 25
 - , Tunicata 27, 28
- Atrioventricularklappen 427, 428
- Atrioventricularknoten 427, 428
- Atrium, *Branchiostoma* 25
 - , Tunicata 27
 - cordis 48, 409, 427–430, 429
- Auerbachscher Plexus 339
- Auge 4, 4, 445 f., 446–449, 451, 453
 - , Entwicklung 447, 448, 448
 - , Hilfsapparate 456
- Augenbecher 447, 448, 448
- Augenbläschen 139, 448, 448, 502
- Augenflecke 446
- Augenhäute 447
- Augenkammern 446, 451, 452
- Augenlider 456
- Augenmuskeln 270, 270
- Augenmuskelnerven 487, 489, 493
- Auricula atrialis 429
 - cerebelli 506, 507, 509, 510
- Australopithecinae 99
- Automatismen 500
- autonomes Nervensystem 482 f., 483–486
- Autopodium 208, 213 f., 214–216
- Autostylie 192, 222
- Aves 44, 46, 85 f., 86–88, 550
 - , Arterienbogen 411, 412 f.
 - , Auge 446, 449
 - , Beckengürtel 203, 204
 - , Blutkreislauf 432
 - , Coelom 297, 297
 - , Embryonalhüllen 134, 142 f.
 - , Endhirnhemisphären 519, 520
 - , Entwicklung der äußeren Körperform 142, 142
 - , Extremitätenmuskeln 297 f.
 - , Faserbahnen des Gehirns 525
 - , Furchung 124, 124
 - , Fußskelet 217
 - , Gastrulation 131 f., 132
 - , Gaumen 249, 250
 - , Gehirn 507, 510
 - , Geruchsorgan 444
 - , Gl. thyreoidea 534
 - , häutiges Labyrinth 461, 469
 - , Handskelet 215
 - , Hypophyse 531
 - , Keimscheibe 124, 124, 128
 - , Kiemenbogenarterien 411, 412 f.
 - , Kiemenbogenderivate 221
 - , Kropf 341, 342
 - , Luftsäcke 331, 331
 - , Lungen 331, 331
 - , Magen 343, 344
 - , Nebenniere 538
 - , Nephron 358
 - , Niere 368, 369
 - , Phalangenformel 218
 - , präsumptive Keimblätter 128
 - , Primitiventwicklung 132, 132
 - , Rippen 188
 - , Schädel 249, 249, 252
 - , Schultergürtel 199, 200

- , Skelet 185
- , Skleralring 449, 449
- , Stellung der Extremitäten 210
- , Syrinx 334, 334
- , Telencephalon 518 f., 519
- , Urogenitalorgane 368, 369
- , Verdauungstrakt 341
- , Wirbel 182, 185, 185
- , Zähne 312
- , Zentren des Gehirns 525
- axiale Muskulatur 263 f., 263, 264, 266, 267
- Axis 186, 186
- Axon 473, 474
- Axonscheide 474
- Backentaschen 301
- Backenzähne 304, 312, 314
- Baculum 195, 196
- Bänder 164
- Balanoglossus* 30, 30
- Balken s. Corpus callosum
- Bandhaft 172
- Barten 302
- Basalganglien s. Basalkerne
- Basalgelenk des Neurocraniums 190
- Basalia der Flossenradien 55, 58, 184, 192
- Basalkerne 502, 504, 516, 517, 518, 520 f., 524, 526
- Basalkörperchen 115
- Basallamina 115
- Basalmembran 115
- Basibranchiale 184, 220, 221, 221
- Basidorsale 179, 180, 182
- Basihyale 220, 221, 223
- Basioccipitale 226, 229, 231, 232, 234, 239, 241–243, 245, 249, 251
- Basipterygoidgelenk 191, 226, 229, 239, 241
- Basiphenoid 226, 230, 231, 238, 239, 241, 242, 243, 244, 245, 249, 251
- Basiventrale 179, 180, 182
- Bast des Gewebs 153, 153
- Batoidea 56, 57, 547
- Bauchflosse 184, 192, 196, 206, 207
- Bauchrippen 175
- Bauchspeicheldrüse s. Pancreas
- Bauria*, Schädel 237, 238
- Bdellostoma* 47, 48
- , Kiemen 318
- , Kiemendarm 322
- , Urogenitalorgane 366
- Becherzellen 113, 117
- Beckengürtel 63, 201, 201–204
- Beckenmuskulatur 276
- Beckensymphyse 201
- Befruchtung 383, 392
- Begattungsorgane 392, 393
- Beischilddrüsen 534
- Belegzellen des Magens 343, 344
- Beutelknochen 205
- Beuteltiere s. Marsupialia
- Bicuspidati 312
- Biddersches Organ 374
- Bildsehen 447
- Bilirubin 401
- Bindegewebe 117, 163, 163
- Bindegewebsfasern 118, 163, 164
- Bindehaut des Auges 449
- biogenetisches Grundgesetz 146
- bipolare Nervenzellen, Retina 453, 454
- Blättermagen s. Omasus
- Blastocoel 122, 122, 132
- Blastocyste 125, 125
- Blastomere 123
- Blastoporus 126, 127, 128 f., 128, 130
- Blastula 121 f., 122, 123, 128
- blinder Fleck des Auges 455
- Blindwühlen s. Gymnophiona
- Blubber 160
- Blut 394 f.
- blutbildende Gewebe 397 f., 397
- Blutbildungsstätten 398
- Bluteiweiße 395
- Blutgefäße 402., 404, 406, 407
- Blutgefäßsystem 394
- Blutgerinnung 395
- Blutinseln 398
- Blutkörperchen 6, 395 f., 396
- Blutkreislauf 432, 432
- Blutleiter, venöse 422
- Blutlymphknoten 402
- Blutplättchen 396, 397
- Blutplasma 395
- Blutserum 395
- Blutsinus 403
- Blutzellen 395 f., 396
- Bogengänge s. Canales semicirculares
- Bos*, Magen 343
- Bothriolepis* 53
- Bovidae 104, 553
- Bowmansche Kapsel 354, 356, 373
- Brachiopoda 34
- Brachium conjunctivum 511
- pontis 507, 511
- brachyodonte Zähne 315
- Bradypodidae 554
- Branchiae s. Kiemen
- Branchialkammer der Knochenfische 323
- Branchialmuskulatur 259, 284 f., 285, 286, 288, 289
- Branchialnerven 489 f., 491
- , Komponenten 491, 491
- Branchialporus 25
- branchiogene Organe 334, 335
- Branchiomerie 321
- Branchiostoma* 23 f., 24, 25, 546
- , autonomes Nervensystem 486
- , Blastula 121 f., 122, 128
- , Blutgefäßsystem 408
- , Entwicklung der äußeren Körperform 140
- , Furchung 121, 122
- , Gastrulation 126 f., 127
- , Kiemenbogenarterien 407 f., 408
- , Mesodermtaschen 129, 137
- , Neurula 135, 137
- , präsumptive Keimblätter 128
- Brechscherer 313, 314
- Brille, Serpentes 456
- Bronchien 327, 328, 331–333
- Bronchioli 328, 331, 332
- Brücke s. Pons
- Brückenechse s. *Sphenodon*
- Brückenkerne 503
- Brunnersche Drüsen 339, 345
- Brustbein s. Sternum
- Brustflosse 184, 192, 196, 205, 207, 208
- Brustkorb s. Thorax
- Brustmuskel s. M. pectoralis
- Brustwarzen 160
- Bryozoa 34
- Bürzeldrüse 159
- Bulbilli, *Branchiostoma* 26
- Bulbus cordis (= Conus arteriosus) 415
- oculi 446, 447, 447, 451 f., 451
- olfactorius 502, 503, 505–510, 516, 517, 523, 525
- Bulla tympanica 238, 239, 241–243, 243, 245
- bunodonte Zähne 315
- Buntsandstein 43
- Bursa Fabricii 368, 400
- omentalis 295, 296 f., 297
- Caecum 337, 341, 349
- cloacae 63
- Caenolestoidea 93, 550
- Calamoichthys* 65
- Calamus der Feder 154
- Calcaneus 214, 216, 217, 218
- Calcitonin 535, 544
- Callithricidae 551 f.
- Callorhynchus*, Brustflosse 205
- , Kiemenskelet 221
- , Verdauungstrakt 340
- Calyces renales 369, 369
- Camelidae 553
- Canalis(-es) aorticus 430
- caroticus 245
- carotideus 430
- centralis medullae spinalis 477, 497
- hyomandibularis 458

- infraorbitalis 458
- lateralis 458
- mandibularis 458
- nasolacrimalis 245, 245
- neurentericus 135, 137
- occipitalis 458
- pulmocutaneus 430
- semicirculares 461, 462, 465
- supraorbitalis 458
- supratemporalis 458
- temporalis 458
- Canidae 100, 552
- Caninus 312, 312, 313
- Canis, Schädel 236–238, 241, 244
- , Unterkiefer 253
- Canoidea 99, 552
- Capitulum 214–216
- Capitulum (Caput) costae 177, 188
- Caprimulgiformes 88
- Capsula lentis 451
- Caput femoris 212
- humeri 211
- Carapax der Schildkröten 175, 176
- Carassius, Endhirnhemisphären 519
- Carcharias, Spiralfalte 347
- Cardia, Cardiaregion des Magens 343
- Cardinalvenen s. Vv. cardinales
- Cardiocephalus 72
- Caretta, Magen 343
- , Schädel 247, 248, 251
- Carinaten 87
- Carnivora 99 f., 552
- , Stammbaum 100
- , Zahnformel 313
- Carotisbogen 415
- Carpalia 208, 213, 214–216
- Carpometacarpus 215
- Carpus 208, 208, 213, 214–216
- Cartilago(-ines) arietaenoidea 221, 224, 302
- cricoidea 220, 221, 224, 302, 333
- hyoidea 220
- meckeli 220
- procoracoidea 188
- thyreoidea 220, 221, 224, 302, 333
- tracheales 221, 333
- Casuarinus 87
- Catarrhina(-ni) 99, 551 f.
- caudale Muskulatur 269
- Caudalregion 2
- Caudatum 521
- Cavia, häutiges Labyrinth 461
- , Verdauungstrakt 341
- Caviomorpha 107, 554
- Cavicornia 153
- Cavum folliculi 376
- pericardii 294
- peritonei 294
- pleurae 294
- tympani 465
- Cebidae 551 f.
- Centralia der Hand- und Fußwurzel 213, 214–218, 216
- Centrum tendineum 267, 298
- vertebrae 177 f., 177, 178, 181, 182, 184, 186
- Cephalaspida 49, 49, 50
- , Kiemenapparat 50, 323
- Cephalaspis 546
- Cephalerpeton 77
- Cephalisation 2
- Cephalochordata 23 f., 546, s. auch Branchiostoma
- Cephalodiscidae 32, 40
- Ceratiocaridae 49
- Ceratobranchiale 192, 220, 220, 221
- Ceratohyale 63, 184, 192, 220–223, 222
- Ceratomorpha 553
- Ceratopsia 84, 549
- Ceratotrichia 174, 175
- Cercopithecidae 551 f.
- Cerebellum 302, 501, 502, 503 f., 505–509, 510 f., 511, 512, 525 f.
- Cerebralisationsgrad 524
- Cerebrum s. Endhirnhemisphären
- Cervidae 553
- Cervix uteri 385
- Cestration, Skelet 184
- , Zähne 309
- Cetacea 106, 554
- , Vorderextremität 210
- Chalicotheriidae 103, 553
- Chamäleon 81
- Charadriiformes 88
- Chelonia 77, 548
- , Schultergürtel 200
- Chelydra 77
- Chiasma opticum 302, 455, 455, 502, 507, 508, 510, 515, 515, 528
- Chimaerae 57, 57, 58, 547
- , Bauchflosse 206, 207
- , Brustflosse 205, 207
- , Kiemen 320, 321
- , Kiemenbogenderivate 221
- , Kloake 389, 390
- , Operculum 320
- , Skelet 192
- , Verdauungstrakt 340
- , Zähne 309, 311
- Chimaeriformes 58, 547
- Chiroptera 97, 551
- Chlamydoselache, Bauchflosse 206
- , Branchialmuskulatur 286
- , Kopfskelet 223
- , Neurocranium 190
- Choanen 226, 227, 228, 231, 250, 301, 301, 443 f.
- Choanichthyes 61, 547
- Cholecystokinin 543
- Chondrichthyes 55 f., 55, 56, 547
- , Niere 365
- , paarige Flossen 207
- , Skelet 192
- , Unterkiefer 253
- Chondroblasten 166
- Chondromukoid 165
- Chondrostei 64 f., 64, 65, 547
- , Bauchflosse 206
- , Brustflosse 205
- , Endhirnhemisphären 519
- , Kiemen 320
- , Kiemenspalten 324
- , Verdauungstrakt 340
- Chorda dorsalis 3, 4, 8, 23, 24, 25, 48, 63, 137, 137, 139, 176, 183
- tympani 488, 492
- Chordamesoderm 127, 129, 131, 137
- Chordascheiden 48, 58, 177
- Chordata 3, 23 f.
- , Phylogenie 38 f.
- , Systemübersicht 545 f.
- Chordaten-Verwandte? 32 f., 33
- Chorion 134, 143, 144
- Choriongonadotropin 543
- Chorionzotten 144, 144
- Choroidea 446, 447, 447, 449
- Choroidealdrüse 446
- chromaffines Gewebe 537, 539, 540
- Chromatophoren 161, 161
- Chromosomen 110
- Chromosomenmutation 15
- Chthonerpeton, Schädel 246, 250
- Chylus 426
- Chymus 336
- Ciconiiformes 88
- Ciliarkörper s. Corpus ciliare
- Cisterna chyli 425, 427
- perilymphatica 467–469, 471
- clades 64
- Cladodus, Bauchflosse 206, 207
- Cladoselache 56, 56
- , Brustflosse 205, 207
- Cladoselachii 56, 56, 547
- Clavicula 185, 188, 197, 198, 200, 208
- Cleithrum 185, 188, 197, 198, 200, 208
- Climatus 59
- Clitoris 391, 392
- Cloaca s. Kloake
- Clupea 68
- , Kiemen 320
- , Schädel 234
- , Schultergürtel 198
- Cnidaria 32
- Coccosteus 53, 54
- Cochlea 469 f., 469, 470
- Cochleariskerne 510, 513, 524
- Coelacanth 61
- Coelacanthiformes 547

- Coelacanthini 61, 61
- , Schwanzflosse 195
- Coelenterata 32
- Coelolepida 51, 52, 546
- Coelom 4, 6, 8, 133, 139, 292 f., 293–298
- Colliculi laminae tecti 506, 508, 509, 524, 525
- Colon 297, 341, 348
- Columba*, Auge 466
- , Fußskelet 217
- , häutiges Labyrinth 461
- , Skelet 185
- , Verdauungstrakt 341
- Columbiformes 88
- Columella auris 465, 465, 471
- Commissura anterior 508, 515, 522
- habenulae 515
- hippocampi 508, 523
- posterior 515
- Conchae nasales 302, 443 f.
- Condylarthra 101, 102, 552
- Condylus occipitalis 186, 189, 190, 192, 242, 251
- Condylus radialis, ulnaris humeri 211
- Congridae 70
- Conjunctiva bulbi 449, 451
- Conulus 314
- Conus 314
- arteriosus 55, 58, 63, 69, 409, 428–430, 429, 431
- papillaris 452
- Cope – Osbornsche Theorie 316
- Coprodæum 390
- Copulae der Kiemenbogen 221
- Coraciiformes 88
- Coracoid 185, 188, 198, 199, 200
- Coracoidplatte 198, 199
- Corium s. Dermis
- Cornea 446, 447, 449, 451
- Cornua ossis hyoidei 221, 223
- Coronoid(ea) 252, 253, 254
- Corpus(-ora) albicans 377
- callosus 302, 508, 517, 521 f.
- cavernosa penis 387, 389, 392, 393
- cerebelli 506, 507, 510
- ciliare 446, 447
- geniculatum laterale 516, 525
- – mediale 525
- hyoideum 221, 223
- luteum 377, 378, 542
- mamillare 508, 515, 528
- quadrigemina s. Lamina tecti
- restiforme 511
- spongiosum penis s. Corpus spongiosum urethrae
- spongiosum urethrae 387, 392, 393
- striatum 504, 509, 517, 518, 521, 524, 525, 526
- vitreum 446, 451, 452
- Corpusculum renis 354, 355, 356, 358
- Cortex cerebelli 513
- cerebri 504, 516, 517, 518, 525, s. auch Endhirnhemisphären und Neopallium
- Cortisches Organ 461, 469, 469, 470
- Cortisol 538
- Coryphodon* 102
- Corythosaurus* 83
- Cosmin 173, 174
- Cosmoidschuppe 173, 174
- Costae 187
- fluctuantes 189
- Costalia des Carapax 176, 176
- Cotylosauria 77, 77, 548
- , Schädel 235, 236, 239, 242, 247, 247, 248
- , Schultergürtel 200
- Cowpersche Drüse s. Gl. bulbourethralis
- Cranialnerven s. Hirnnerven
- Creodonta 99, 552
- Crinoidea 38
- Crista(e) ampullares der Bogengänge 462, 462
- deltoidea humeri 211
- pectoralis humeri 211
- sagittalis 237, 239
- Crocodylia 83, 85, 549
- , Beckengürtel 202, 203
- , Handskelet 215
- , Knochenschuppen 175
- , Schultergürtel 200
- Crocodylus*, Schultergürtel 200
- Crossopterygii 61, 61, 547
- , Bauchflosse 206, 207
- , Brustflosse 205, 207, 208
- , Cosmoidschuppe 173, 174
- Endhirnhemisphären 519
- , Geruchsorgan 443
- , Hautknochen 173, 174
- , Lungen 328
- , Schädel 230 f., 231
- , Schultergürtel 197, 198, 208
- , Unterkiefer 252
- , Wirbel 181, 121, 182
- , Zähne 311, 311
- Crotalidae 81
- Crura cerebri 504, 514
- Crusta 114
- Cryptodira 77
- Cryptoprocta* 552
- Cuboid 214, 218
- Cuculiformes 88
- Culmen 512
- Cuneiformia 214, 218
- Cupula ampullaris 462, 462
- der Neuromasten 458, 459
- Cuticula 115
- Cutis 149 f.
- Cyanopsin 453
- Cyclostomata 46 f., 47, 546
- , autonomes Nervensystem 486
- , Branchialmuskulatur 285
- , Branchialskelet 219
- , Geruchsorgan 443
- Hypophyse 531
- , Kiemendarm 318, 322
- , Kiemenskelet 219
- , Kloake 390
- , „Zunge“ 219
- Cyclothone*, Leuchtorgan 159
- Cynarioides*, Unterkiefer 253
- Cynognathus*, Beckengürtel 204
- , Femur 212
- , Schädel 238, 241
- , Unterkiefer 253
- C-Zellen 544
- Dämmerungssehen 454
- Darm(rohr) 4, 5, 8, 48, 69, 336 f., 337–341, 346
- , Entwicklung 337 f., 337, 338
- , Funktion 336
- , Gliederung 338 f., 340, 341
- Darmwandbau 339 f., 339
- Darmzotten 345, 346
- Dasypodidae 554
- Dasyus novemcinctus* 106
- Dauergeiß 306
- Daumen 213
- Deckfeder 154
- Deckknochen 168, 172
- Deckplatte 499
- Deckschuppe der äußeren Nasenöffnung 444
- Decussatio 501
- De Graafscher Follikel 376, 378
- Deinotherioidea 553
- Delamination 131
- Deltatherida* 552
- Dendriten 473, 473
- Dens axis 186, 186
- Dentale 231, 232, 234, 241, 249, 252–254, 254, 466
- Dentes decidui 306
- permanentes 306
- Dentikel 160, 173, 174, 305
- Dentin 304, 304, 306, 310
- Dermalskelet 173 f., 173, 174
- Dermatom 139, 139
- Dermethmoid 234
- Dermis 149, 150, 157, 160
- Dermoptera 97, 551
- Dermosphenoticum 234
- Descensus testis 380, 380
- desmale Knochenbildung 168, 168
- Desmotosuchus* 83
- Desmostylia 553
- Desoxyribonukleinsäuren 110
- Determination 146
- Devon 43 f.

- Diadectes*, Schultergürtel 200
Diaphragma 267, 298, 298
 – sellae 528
Diaphyse 169, 170
Diapsida 78, 78
diapsider Schädeltyp 249
Diarthrose 171, 172
Diastema der Zahnreihe 313, 314
Dickdarm 337, 341, 348
Dicotylidae 553
Dictyosomen 110
Didelphis 93
 –, Beckengürtel 204
 –, Extremitätenmuskulatur 273–276
 –, Fußskelet 218
 –, Gehirn 508
 –, Handskelet 216
 –, Humerus 211
 –, Schultergürtel 188, 200
 –, Sternalapparat 188
 –, weibliche Genitalorgane 385
Didelphodus, Gebiß 315
Diencephalon 502, 503 f., 506, 509, 514 f., 515
Diffusion 112, 405
Digitus manus 208, 208, 213, 215, 216
 – *pedis* 208, 208, 217, 218, 218
Diluvium 43
Dimetrodon 90
 –, Beckengürtel 204
 –, Femur 212
 –, Fibula 212
 –, Schädel 237, 238, 240, 241
 –, Schultergürtel 200
 –, Tibia 212
 –, Unterkiefer 253
Dinocerata 102, 552
Dinosauria 82, 549
 –, Beckengürtel 203, 204
 –, Fußskelet 217, 218
 –, Handskelet 215
 –, Knochenschuppen 175
 –, Phalangenformel 218
Diodontidae 70
diphyerke Schwanzflosse 194, 195
Diplocaulus 72
Diplodocus 83
Diplovertebron 73
Dipnoi 61, 62, 63, 63, 548
 –, Bauchflosse 206
 –, Brustflosse 205
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Hypophyse 531
 –, Kiemen 320
 –, Kiemenbogenarterien 411
 –, Kiemendarm 324
 –, Kloake 389, 390
 –, Kopfvenensystem 420
 –, Lungen 326, 328 f., 329
 –, Schädel 230, 232, 233
 –, Schultergürtel 197
 –, Schwanzflosse 195
 –, Urogenitalorgane 366, 367
 –, Verdauungstrakt 340
 –, Zähne 309, 311
Diprotodonta 94, 550
Dipterus 62
Docodonta 91, 550
Dogger 43
Dolichosoma 72
Dorsolateralplakode 136, 459, 463
Dotterarterien s. *Aa. vitellinae*
Dottergang 142, 144, 337
Dottersack 134, 135, 141, 142 f., 144, 337, 337, 338
Dottersackplacenta 383
Dottervenen s. *Vv. vitellinae*
Drepanaspis 52
Dromaeus 87
 –, Kiemenbogenderivate 221
Druckrezeptoren 439, 439
Drüsen 155 f., 116, 159, 527 f., s. auch unter den Namen der einzelnen Drüsen
Drüsenmagen der Vögel 341
Ductuli efferentes 367, 384, 387, 388
 – *epididymidis* 384, 387, 388
 – *interlobularis hepatis* 350
Ductus alveolaris 330
 – *arteriosus Botalli* 410, 411, 412 f., 414, 415
 – *branchialis* 321, 323, 340, 342
 – *caroticus* 411, 412 f., 414
 – *choleodochus* 4, 341, 348, 350, 353
 – *cochlearis* 461, 463, 469, 469, 470
 – *Cuvieri* 408, 409, 419, 420, 421, 423, 429, 435, 436
 – *cysticus* 348, 350, 353
 – *deferens* 362, 363, 366, 368, 370, 384, 387 f., 387, 389, 391
 – *ejaculatorius* 387
 – *endolymphaticus* 460, 461, 463, 465
 – *epididymidis* 387, 388
 – *hepaticus* 348, 350, 353
 – *hepatoenterici* 341
 – *mesonephridicus* s. *primärer Harnleiter*
 – *nasolacrimalis* 456
 – *nasopalatinus* 245, 301, 302, 445
 – *nasopharyngeus* 250, 444, 445
 – *omphaloentericus* 337
 – *pancreaticus* 341
 – *perilymphaticus* 465, 467, 468, 469, 471
 – *pneumaticus* 327
 – *pronephridicus* s. *primärer Harnleiter*
 – *spermaticus* 366
 – *thoracicus* 425, 427
 – *venosus* 436, 436
Dünndarm 337, 338, 341, 345, 348
Dunenfeder 154, 154, 155
Dunkleosteus 54
Duodenum 297, 338, 341, 345
Dura mater 302, 497, 497, 528
Dysbatis 56
Echidna 92
 –, Kloakalregion 389
Echinodermata 34, 37
Eckzahn 312
Ectepicondylus humeri 211
Ectocuneiforme 214
Ectoloph 316
Ectopterygoid 226, 229, 231, 232, 239, 239–241, 248, 250, 251
Ectosteorhachis, Schädel 231
Edaphosaurus, Humerus 211
Edentata 106, 554
Effektoren 472, 473
Eiballen 375, 376
Eichel, *Balanoglossus* 31, 31
Eichelwürmer 30 f., 30, 31, 545
Eidechsen s. *Lacertilia*
Eihäute s. *Embryonalhüllen*
Eikammer 373
Eileiter s. *Oviduct*
Eingeweidennervensystem 481 f., 483–486
Eisack 382
Eiszeit 43
Eitypen 120
Eiweißdrüse 382
Eizelle 376
ekkrine Drüsen 159
Ektoderm 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 137, 138, 148
ektodermaler Ringwulst 155, 156
Elapidae 81
Elasmobranchii 55, 56, 547, s. auch *Selachii*
 –, Entwicklung der äußeren Körperform 141, 141
 –, Furchung 124
 –, Gastrulation 130, 131
 –, Hypophyse 531
 –, Keimscheibe 124, 124
 –, Kiemen 318–321, 320
 –, Kloake 389, 389
 –, Nebenniere 539
 –, Nephron 358
 –, paarige Flossen 207
 –, Urogenitalorgane 366
 –, Zähne 309, 309, 310
Elasmobranchiomorphi 45 f., 52 f., 55, 56, 546
elastische Fasern 118, 163, 164
Elastoidin 175
elektrische Organe 290 f., 291
Elephantulus 96
Ellenbogen 211
embolomerer Wirbel 181

- Embrithopoda 552
 Embryoblast 125, 125
 Embryonalentwicklung 120 f.,
 s. auch bei den Organen und
 Organsystemen
 embryonaler Kreislauf 433 f.,
 435
 Embryonalhüllen 134, 140 f.,
 141, 144
 Eminentia mediana 530, 531,
 532
 Emissarium capsuloparietale
 420
 enchondrale Ossifikation 169,
 169, 170
 Enddarm 337, 339
 Endhirn s. Telencephalon
 Endhirnhemisphären 501, 502,
 503, 505–510, 516, 518 f.,
 517, 519, 520, 526,
 s. auch Telencephalon
 Endhügel 459
 Endocard 427
 endokrine Drüsen 117, 527 f.
 Endolymph 460
 Endolymphsack 464
 Endometrium 385
 Endomysium 257, 260
 Endoneurium 474
 endoplasmatisches Retikulum
 110, 111
 Endoskelet 7, 168, 171 f.
 Endostyl 24, 25, 26, 27, 28,
 115, 323, 336
 Endothel 115, 403, 406
Enseosteus, Schultergürtel 198
 Entelodontidae 103
 Entepicondylus humeri 211
 Enteropneusta 30, 545,
 s. auch Eichelwürmer
 Enterozeptoren 438
 Entoconid 314–316, 315
 Entocuneiforme 214
 Entoderm 126, 127, 128,
 129 f., 131–133, 135, 137,
 138, 148
 Entoglossum 221
 Entoplastron 176, 176
 Entotympanicum 243
 Entwicklungsmechanik 145
 Eoconus 316
Eohippus 102
 Eosuchia 80, 548
 Eotheria 91, 550
 Eozän 43
 epaxonalische Muskulatur 8,
 264, 265, 266, 267
 Ependymzellen 497
 Epibolie 129 f.
 Epibranchiale 184, 192, 220,
 220
 Epibranchialplakode 136
 Epibranchialrinne 25, 26
 Epicard 427
Epiceratodus 62, 63
 –, Bauchflosse 206, 207
 –, Brustflosse 205, 207
 –, Kiemen 320
 –, Kiemenspalten 324
 –, Kopfvenensystem 420
 –, Lungen 326, 329, 329
 –, Schädel 232
 –, Zähne 311
 Epidermis 49 f., 150, 157
 Epididymis 58, 363, 366, 368,
 382, 384, 387, 387
 Epigenitalis 384
 Epiglottis 302, 333, 333
 Epimysium 257, 260
Epinephelus 67
 Epiorchium 387
 Epitoticum 184, 234
 Epiphyse s. Epiphysis cerebri
 Epiphysenfugen 170, 170
 Epiphysenkerne 170, 170
 Epiphysis cerebri 457, 458,
 502, 503, 505–510, 515, 515,
 544
 Epiplastron 176, 176
 Epipterygoid 226, 229, 232,
 236, 238, 239, 240, 241, 248
 Episternum 188
 Epithalamus 502, 504, 515
 Epithelgewebe 113 f., 113
 Epithelkörperchen 335, 534
 Epoche 43
 Epoothoron 368, 384
Equus 102
 –, Auge 446
 –, Femur 212
 –, Fibula 212
 –, Gehirn 507, 510
 –, Radius 212
 –, Tibia 212
 –, Ulna 212
 Erdaltertum 42, 44
 erdgeschichtliche Tabelle 43
 Erdmittelalter 44
 Erdneuzeit 44
 Erdzeitalter 42 f.
 Ergastoplasma 110
Eriolacerta, Fußskelet 218
 –, Handskelet 216
Erinaceus 96
 Erregungsleitung 475
 Erregungsleistungssystem 427,
 428
 Ersatzknochen 168, 172
 Ersatzzähne 306, 306, 317
Eryops 73
 –, Beckengürtel 202
 –, Femur 212
 –, Handskelet 215
 –, Humerus 211
 –, Schultergürtel 198
Erythrinus, Schwimmblase
 326
 Erythroblasten 397
 Erythrozyten 6, 395 f., 396,
 397
Esox, Wirbel 180
 Ethmoid 184
 Ethmoidregion 226
 Ethmoturbinal(-ia) 302, 445
 Euelephantoidea 553
 Eumetazoa 32
Euparkeria, Schädel 248
 Euryapsida 78, 78, 549
 euryapsider Schädeltyp 249
 Eurypteridae 36, 49
Eustenopteron, Bauchflosse
 206, 207
 –, Brustflosse 205, 207
 –, Schädel 231
 –, Schultergürtel 198
 Eutheria 92, 95 f., 551
 –, Stammbaum 95
 Evertebraten, Mesoderm-
 bildung 34
 –, Phylogenie 32 f.
 Evolution 12 f.
 Exkretionssystem 354 f.
 Exoccipitale 226, 229, 237, 239,
 241–243, 246, 249, 250, 251
 exokrine Drüsen 117
 Exoskelet 6, 172
 Exterozeptoren 438
 Extracolumella 465
 extraembryonales Coelom 144
 extrapyramidales System 512,
 521
 Extrascapularia 230, 231
 Extremitäten 7, 196 f., 207 f.
 –, Blutversorgung 417, 433
 –, Funktion und Stellung 209,
 210
 –, Muskulatur 270 f., 271,
 273–276, 278, 279
 –, Skelet 196 f., 198, 200–206,
 208–212, 214–218
 –, Ableitung 196
 Extremitätengürtel 197 f., 198,
 200–204
 Extremitätenvene 424
 Facialismuskulatur 287 f., 288
 Fadenfeder 154, 155
 Falx cerebri 302
 Familien 20
 Farbsehen 454
 Farbwechsel 162
 Fascia thoracolumbalis 272
 Fascie 164, 261
 Faserbahnen, Rückenmark
 499
 Faserknorpel 165
 Federn 154 f., 154, 155
 Federentwicklung 155, 155
 Felidae 552
 –, Gebiß 313
Felis, Beckengürtel 204
 Feloida 99, 552
 Femur 185, 186, 207, 208, 211,
 212
 Fenestra ovalis 226, 230, 466,
 468, 469
 – puboischiadica 202, 203
 – rotunda 465, 467, 468, 469
Fennecus, Gehirn 522
 Ferse 218, 279

Fettgewebe 164, 164
 Fettmark 167
 Fibrinogen 395
 Fibrozyten 164
 Fibula 185, 186, 208, 208, 212, 213
 Fibulare 214, 216, 217
 Fila olfactoria 517
 Filoplumes 155
 Filum terminale medullae spinalis 498 f.
 Finger 208, 213
 Fingerballen 151, 151
 Fischbein 302
 Fische s. Pisces
 Fissipedia 99, 552
 Fissura chorioidea 448
 – mediana ventralis medullae spinalis 477
 – orbitalis superior 245
 – prima 512
 – posterolateralis 512
 – rhinalis 506, 507, 509, 510, 516, 517, 520
 Fistulariidae 70
 Flimmerhaare 113, 115
 Flimmerraum 461
 Flimmertrichter 364
 Flocculus cerebelli 509, 510, 512, 512
 Flossen, 7, 192 f., 194, 205 f., 205
 –, Muskulatur 271, 271
 Flossenradien 174, 184
 Flossenstrahlen 174, 175, 184, 194, 194
 Flügelplatte 499
 Flügelzellen 164
 Fluke 106, 195
 Folium vermis 512
 Follikel des Ovars 376 f., 377, 378
 Follikelsprung s. Ovulation
 follikelstimulierendes Hormon 533
 Foramen(-ina) a. carotis int. 190, 231
 – coracoideum 188
 – ectepicondyloideum 211
 – entepicondyloideum 211, 211
 – epiploicum 295, 297
 – im Hirnschädel 245, 245
 – incisivum 245
 – infraorbitale 245, 245
 – interventriculare 504, 515, 521
 – intervertebralia 178
 – jugulare 246
 – lacerum anterius, medium, posterius 245, 246
 – mandibulae 253
 – mentale 253
 – n. hypoglossi 245, 246, 251
 – n. obturatorii 201, 202–204
 – obturatum 204, 204
 – occipitale magnum 189

– opticum 245, 245
 – ovale 245, 246, 437
 – Panizzae 414, 431
 – parietale 226, 227, 227, 231, 237, 246, 247
 – perilymphaticum 468
 – postglenoidale 245
 – rotundum 245, 246
 – sphenorbitale 246
 – stylomastoideum 245, 246
 – supracoracoideum 198, 200
 Formatio reticularis 500, 524, 525
 Fornix 508, 523
 – vaginae 386
 Fortpflanzungsorgane s. Genitalorgane
 Fossa endolymphatica 190
 – glenoidalis 198, 199, 241
 – hypophysialis 230
 – infra-, supraspinata 200
 – interpeduncularis 514
 – subtemporalis 228
 Fovea centralis retinae 454
 Foveolae gastricae 344
 freie Extremität 197, 207 f.
 Frösche s. Anura
 Frontale 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–239, 241, 242, 244, 244–249, 247, 252
 Frontalebene 9
 Frontallappen des Gehirns 522
 Frontoparietale 246
 Frühentwicklung der Wirbeltiere 120 f.
 FSH 533
 Füllgelenke 171
 Fugen 171
 Fundus des Magens, Fundus-region 343, 344
 Fundusdrüsen 344
 Funiculi, Rückenmark 477, 499
 Furchen, Gehirn 522
 Furchung 121 f., 122–125
 Furchungshöhle 122, 122, 123, 130
 Furcula 185, 199
 Fuß 208, 218
 Fußskelet 217, 218, 218
 Fußwurzel s. Tarsus
 Gabelbein 199
Gadus, Gehirn 505, 509
 Gänsehaut 158
 Gallenblase 4, 63, 338, 341, 348, 350, 353
 Galliformes 88
Gallus, Gl. thyreoidea 534
 Gameten 372
 Ganglien 484, 484
 Ganglienzellen s. Nervenzellen
 Ganglienzellschicht der Retina 452 f., 453
 Ganglion(-ia) coeliacum 484, 485

– cervicalia 485
 – mesenterici 485
 – spirale cochleae 470
 Ganoiden 64
 Ganoidschuppe 173, 174
 Ganoine 173, 174
 Gartnerscher Gang 384, 391
 Gastraeatheorie 126
 Gastralria 175, 185
 Gastrin 543
 Gastrocoel 126
 gastrointestinale Hormone 543
 Gastrula, Gastrulation 126 f., 127, 128, 130, 131, 138
 Gattungen 20
 Gaumen 239 f., 239–241, 250, 301, 301, 444
 Gaupp-Reischertsche Theorie 467
 Gaviiformes 88
 Gebärmutter s. Uterus
 Gebiß 303 f., 304, 306–317
 Gefäßwandbau 398, 403, 405, 406
 Geflechtknochen 167
 Gegenstrommultiplikator 405
 Gehirn 4, 4, 48, 499 f., 505–510
 –, Architektur 500 f.
 –, Entwicklung und Bauplan 501 f., 502
 –, Evolution 520 f., 522
 –, Faserbahnen 524, 525
 –, Zentren 500, 524, 525
 Gehörknöchelchen 240, 466, 467
 Gehörorgan 4, 460 f.
 Gehörsteine 461
 Gelbkörper 377, 542
 Gelenke 171, 171
Gemuendina 53
 Gene 11
 Genera 20
 Generallamellen 166
 Genitalfalte s. Genitalleiste
 Genitalleiste 373, 374, 375, 384, 388, 391
 Genitalöffnung 367, 389
 Genitalorgane 372 f., 373–375, 377–380, 382, 384–388, 393
 Genitalpore s. Porus genitalis
 Genitaltrichter 382
 Genmutation 15
 Genommutation 15
 geologische Übersicht 42 f.
Geosaurus 83
 Geruchsorgan 441 f., 441, 442, 444, 445
 Geschlecht, Differenzierung 372 f.
 Geschlechtshöcker 373, 391
 Geschlechtsorgane s. Genitalorgane
 Geschmackskern 505
 Geschmacksknospen 440, 441
 Geschmacksorgan 440, 441

- Geschmackspapillen 440
 Gestagene 538
 Gewebe 113
 Gewebshormone 544
 Geweih 153, 153
 Giftdrüse(n) 150, 158
 Giraffidae 553
 Gitterfasern 118
 Glandula(e) bulbourethralis 384, 387
 – intermaxillaris 303
 – lacrimales 456
 – olfactoriae 442
 – parathyreoideae 334, 335, 534, 534
 – parotis 303
 – sublingualis 303
 – submandibularis 303
 – submaxillaris 303
 – suprarenalis 537 f., 538, 539
 – thyreoidea 335, 335, 534, 535 f.
 – uropygii 159
 – vesiculosa 384, 387, 388
 Glans clitoridis 386
 – penis 387, 389, 392
 Glanzstreifen 118, 256, 257
 Glaskörper s. Corpus vitreum
 glatte Muskulatur 6, 118, 256, 257
 Gleichgewichtsorgan 4, 460, 461
 Gliascheide 474
 Gliazellen 474
 Gliedmaßen s. Extremitäten bzw. Flossen
 Glissonsches Dreieck 350
 Globuline 395
 Glomeruli caudales 404
 – der Niere 354, 355, 356, 358, 369
 Glomus coccygeum 404
 Glottis 318, 327
 Glukagon 537
 Glukocorticoide 538
 Glykoyproteine 114
 Glyptodontidae 106, 554
 –, Rückenpanzer 175
 Gnathostomata 46, 53 f., 545
 –, Branchialnerven 491, 491
 Golgi-Apparat 110, 111
 Gonaden 4, 5, 8, 24, 372, 374, 374, 375
 Gonadotropine 533
 Gonopodium 392, 393
 Gotlandium 43
 grades 64
 Granulozyten 396, 396, 397
 Graptolithen 32
 graue Substanz des Rückenmarks 498
 grauer Halbmond 129
 Gravigrada 554
 Grenzstrang 483–485, 484
 Griffelbein 216
 großes Netz 296
 Großhirnhemisphären s. Endhirnhemisphären
 Großhirnmark 522
 Großhirnrinde 519 f., 523
 Grubenorgan(e) der Grubenottern 441
 – (= Neuromasten) 459
 Gruiformes 88
 Grundplatte 499
 Guanophoren 161, 161
 Gubernaculum testis 380, 380
 Gularia 231, 232
Gymnarchus, elektrisches Organ 291
Gymnophiona 71 f., 548
 –, Schädel 246, 250
 –, Wirbel 182
Gymnotus, elektrisches Organ 290, 291
Gymnura, Gehirn 506, 509
 gyrencephales Gehirn 523
 Gyri cerebri 510, 522
 Gyrus praecentralis 523
 Haar(e) 156 f., 156, 157
 Haargefäße 6, 394
 Haarwechsel 158
 Habenula 505, 507–509
 Hämalbogen 8, 177, 178, 184, 185, 187
 Hämoglobin 6, 396
 hämopoetische Organe 398
 Hämocytoblast 398
 häutiges Labyrinth 460 f., 461, 463, 466–470, 467 f.
 Haftstiel 143, 337
 Haie s. Selachii
 Halbmondfalte 334
Haliaetus, Schultergürtel 200
Halicore 553
 Hallux 218
 Hals 2
 Halsrippen = Cervicalrippen 185, 188
 Hamatum 214–216
 Hammer s. Malleus
 Hand 208, 213 f.
 Handskelet 213 f., 214–216
 Handwurzel s. Carpus
Haptodus, Skelet 185
 Hardersche Drüse 456
 Harnblase 5, 338, 341, 363, 366–368, 371 f., 384, 389, 391
 Harnleiter 4, 5, 361, 363, 363, 366, 367, 370 f., 370, 373, 388, 389, 391
 –, Phylogenese 370 f., 370
 Harnorgane 354 f., 355, 356, 358, 361–363, 366–370
 Harnröhre s. Urethra
 Harnsamenleiter 382, 392
 Hassallsches Körperchen 399
 Hauptbronchien 327, 328, 331, 333
 Hauptzellen des Magens 343, 344
 Haut 149 f.
 Hautdrüsen 157, 158 f.
 Hautknochen 6, 172 f., 173, 174, 176
 Hautmuskulatur 290, 290
 Hautsensibilität, Kerngebiet 506
 Haverssche Systeme 166, 167
 Helligkeitsschen 447
Heloderma, Nebenniere 538
 Hemibranchia 320
 Hemichordata 30, 30, 545, s. Eichelwürmer
Hemicyclaspis 49, 49
Hemigaleus, Bauchflosse 206
 Hemipenis 392, 393
 Hemisphärenblasen 503
 Henlesche Schleife 355, 357, 358, 369
 Hepar 349 f.
 Heparin 164, 544
Heptanchus, Schultergürtel 198
 Hermaphroditen 373
 Herz 4, 5, 28, 427 f., 427–431
 –, Embryonalentwicklung 431, 431
 –, Klappen 428, 428
 –, Reizleitungssystem 428, 428
 Herzmuskulatur 6, 118, 256, 257
 Herzohr 429
Hesperocyon, Gehirn 522
Hesperornis 86, 87, 550
 Heterauxesis 17
 heterocerke Schwanzflosse 194, 194
 Heterochronie 147
Heterodontus, Zähne 309
 Heterostraci 51, 52, 546
 heterotopische Skeletelemente 195, 195
 Hilus ovarii 377
 – renalis 369
 Hinterdarm 339
 Hinterextremität 196, 201 f., 201–204, 207 f., 208, 211 f., 212, 214–218, 215 f.
 –, Muskulatur 275 f., 276, 278, 279 f., 279, 282 f.
 –, Stellung 209 f., 210
 Hinterhaupt 229, 243
 Hinterhirn 501, 503
 Hinterhorn, Rückenmark 477, 498
 Hinterlappenhormone 529
 Hippocampus 520, 521
Hippocampus, Urogenitalsystem 366
 Hippocampusformation 516, 517, 518
 Hippomorpha 553
 Hippopotamidae 553
Hippopotamus 103
 Hirnanhangsdrüse s. Hypophyse

Hirngewicht 524
 Hirnhäute 497, 497
 Hirnnerven 487 f., 488
 –, Komponenten 487 f., 488
 Hirnrinde s. Cortex cerebri
 Hirnschädel s. Neurocranium
 Hirnstamm 501, 524, 526
 –, Kerngebiete 524, 525
 Hirnventrikel 497, 504, 504,
 521
 Hissches Bündel 427, 428
 Histamin 164, 544
 Histiozyt 164
 Hoden s. Testis
 –, Entwicklung 375, 379
 –, Zwischenzellen 542
 Höcker der Säugermolare
 314 f., 314–316
 Hören der Fische 463 f.
 Hörner, Mammalia 152 f.,
 153
 Hörorgan 460 f., 461–471
 Hörzentrum 523
 Hohlhorn 153
 Holoblastier 124
 Holobranchia 319
 Holocephali 57, 58, 547
 –, Skelet 192
 Holonephros 360, 362, 362,
 365
 Holostei 66, 66, 67, 547
 –, Arterienbogen 413
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Kloake 389
 –, Schwimmblase 326
 Holozän 43
 Hominidae 551 f.
 Hominoidea 99
 homocerke Schwanzflosse
 194, 195
 Homoiothermie 161
 Homologiebegriff 11
 Hormone 117, 527 f.
 Hornhaut des Auges s. Cornea
 Hornschilder 151
 Hornschuppen 151, 151
 „Horn“ strahlen 55, 58, 184,
 192
 Hornzähne 48
 Hornzapfen 152
 Hortega-Zellen 497
 Hülsenkapillaren 401
 Hufe 152, 152
 Humerus 185, 186, 207, 208,
 210, 211, 211
 Humor aquaeus 452
 Hyacidae 100, 552
 Hyacodontia 552
 Hydrophiidae 81
 Hylobatidae 552
 Hyoidapparat 220, 221, 223
 Hyoidbogen 264, 319
 –, Muskulatur 287, 288
 Hyomandibulare 220, 222,
 223, 223, 232, 233, 234, 466
 Hypoplastron 176
 Hyostyle 191, 223

hypaxonische Muskulatur 8,
 264, 265, 266, 267
 Hyperstriatum 519, 520, 526
 Hypobranchiale 184, 220, 221,
 221
 hypobranchiale Muskulatur
 268
 hypobranchiales Organ 335,
 535
 Hypobranchialrinne, *Bran-*
chiostoma 25, 26
 hypocerke Schwanzflosse 194
 Hypoconid 314–316, 315
 Hypoconus 314, 315, 315
 Hypophyse 302, 502, 505–508,
 510, 515, 515, 528 f.,
 528–531
 Hypophysengang 323
 Hypophysenhinterlappen 503,
 528
 Hypophysenhormone 532 f.
 Hypophysen-Pfortadersystem
 530, 530, 531, 532
 Hypophysenstiel 528
 Hypophysentasche 300, 300,
 502, 503, 528, 529
 Hypophysenvorderlappen 528
 Hypoplastron 176
 Hyporhachis 156
 Hypothalamus 502, 504, 507,
 515, 526
 Hypothalamushormone 528,
 530
 Hypothalamuskern 515, 529
 hypsodonte Zähne 315, 317,
 317
 Hypuralia 69, 194
 Hyracoida 105, 553
Hyracotherium 102
Hyrax, Magen 343

Ichthyornis 550
 Ichthyosauria 78 f., 79, 549
 –, Vorderextremität 210
 Ichthyostega 73
 Ichthyostegalia 74, 548
 ICSH 533
Iguana, Beckengürtel 203
 –, Schädel 248, 251
 –, Schultergürtel 188, 200
 –, Sternalapparat 188
 Ilium 185, 201–204, 202
 Incisivi 312, 312, 313
 Incus 220, 240, 466, 467
 Induktion 146
 Infundibulum 381, 502, 503,
 506–508, 510, 515, 528
 inkretorische Drüsen 117,
 527 f.
 Innenohr 460 f., 461, 463,
 465–470, 467 f.
 innere Befruchtung 383, 392
 – Nasenöffnung 226, 227,
 228, 231, 241, 249–251, 443
 Innervation 479
 Inscriptiones tendineae 267

Insectivora 96, 96, 551
 –, Palma manus 151
 Inselorgan 353, 536 f.
 Insulin 537
 Integrationszentren, Gehirn
 500
 interbranchiales Septum 319
 Intercalar 58, 465
 Intercentrum 177, 178, 181,
 182, 186
 Interclavicula 185, 188, 198,
 198, 200, 208
 Interdorsale 180
 Intermedin 533
 Intermedium 213, 214–217,
 216
 Interoperculare 184, 232, 234
 Interpterygoidspalt 226, 229,
 249 f.
 interrenales Gewebe 537 f.,
 539
 Interrenalorgan 537, 539
 Intersectiones tendineae 267
 Intertarsalgelenk 217
 Intertemporale 226, 228, 229,
 231, 246
 Interventrale 180
 Interzellularflüssigkeit 111
 Intestinum 340, 341, 345 f.,
 346
 Invagination 126, 130
 inverses Auge 452
 Iridozyten 161
 Iris 446, 447, 449 f., 451
 Ischium 185, 201, 201–204
Ischnacanthus 59
 isolecithale Eier 120
 Isometrie 17
 Isthmus rhombencephali 501,
 502
 Istiophoridae 70
Isurus, Brustflosse 205

Jakobsonsches Organ 445,
 s. auch Organon vomeronasale
Jamoytius 49
 –, Visceralskelet 220
 Jejunum 297
 Jetztzeit 43
 Jochbogen 236, 237
 Jodopsin 453
 Jugale 226, 228, 228, 231,
 236–239, 241, 243, 245–249,
 251, 254
 Jura 43 f.

Kälterezeptoren 439, 439
 Känozoikum 43 f.
 Kambrium 42 f.
 Kammerwasser 452
Kanmemeyeria, Schulter-
 gürtel 200

- Kanonenbein 216
 Kapillaren 6, 163, 394, 403, 406, 407
 Karbon 43 f.
 Kehlkopf s. Larynx
 Keimbahnlehre 376
 Keimblätter 126 f., 128, 147
 Keimblattbildung 125 f.
 Keimblattspezifität 148
 Keimdrüsenband 380
 Keimepithel 374, 374, 375, 377, 384
 Keimscheibe 124, 124, 128, 131, 135, 141, 142
 Keimschildektoderm 135
 Keimstränge 374, 375, 376, 384
 Keimzellen 376
 Keratin 149
 Kerckringsche Falten 345, 347
 Kerne des Zentralnervensystems 501
 Kernkörperchen 110
 Kernmembran 110, 111
 Keuper 43
 Kiefer, Befestigung 222
 –, Entwicklung 222, 222
 Kieferbogen 319
 –, Muskulatur 288 f., 289
 Kiefergelenk 91, 254, 255, 467
 kieferlose Wirbeltiere s. Agnatha
 Kiefernäuler s. Gnathostomata
 Kiefermuskulatur 286, 288 f., 289
 Kiemen 3, 318 f., 318–324
 –, Ableitung 321 f.
 –, Blutgefäße 408, 413
 Kiemenbogen 318, 319, 319
 Kiemenbogenarterien 407 f., 408–411, 414
 Kiemenbogenderivate 220, 221, 223
 Kiemenbogenmuskulatur s. Branchialmuskulatur
 Kiemenbogentheorie der Extremitäten 196
 Kiemendarm 3, 4, 25, 25, 139, 318 f., 318, 321, 323
 Kiemendarmerivate 335, 335
 Kiemenfurchen 3, 320
 Kiemenkammer der Knochenfische 322, 323
 Kiemenkanal 318
 Kiemenkorb, *Petromyzon* 183, 220
 –, Tunicata 27, 28, 29
 Kiemenlamellen 319, 319, 320, 322, 324
 Kiemensäckchen, -säcke 3, 318, 321, 323, 340
 Kiemenseptum 319, 319
 Kiemenskelet 219 f., 220–223, 285
 Kiemenspalten 3, 4, 139, 319 f., 320, 321, 340
 Kiemenstrahlen 222, 319
 Kiementaschen 3, 320, 321, 334, 335
 Kinetosom 115
 Kittlinien 256
 Klassen 20
 Klassifikation 20 f.
 – der Wirbeltiere 44 f.
 Kleinhirn s. Cerebellum
 –, Faserverbindungen 511, 511
 Kleinhirnrkerne 511, 512
 Kleinhirnrinde 513
 Kleinhirnstiele 511, 512
 Kloakalblase 389
 Kloakalraum, Tunicata 28
 Kloake 4, 5, 338, 340, 341, 363, 366–368, 388 f., 389, 391
 Kloakenmembran 338
 Knochen 166, 167
 Knochenbau 166, 167
 Knochenentwicklung 168 f., 168–170
 Knochenfische s. Osteichthyes
 Knochengewebe 7, 166 f., 166
 Knochenhaft 172
 Knochenhaut 167
 Knochenkerne 170, 170
 Knochenmark 167, 398
 Knochenmarksriesenzellen 397, 397
 Knochenpanzer 49, 175, 176
 Knochenschuppen 150, 151, 173, 173, 174
 Knochenstrahlen der Flossen 174, 175
 Knochenwachstum 170 f., 170
 Knochenzellen 167 f.
 Knorpelfische s. Elasmobranchiomorphi
 Knorpelgewebe 165, 165
 Knorpelhaft 172
 Knorpelhaut 165, 165
 Körnerdrüse(n) 150, 158
 Körnerschichten, Retina 452, 453
 Körper, Querschnitte 7 f.
 Körperanhänge s. Flossen, Extremitäten
 Körperform, Entwicklung der äußeren 140 f., 141–144
 Körperfühlsphäre 523, 523
 kollagene Fasern 163, 164
 Kolloid der Schilddrüse 536
 Kommissuren, Kommissurensysteme 501, 522
 Kommissurenneuron 478
 Konturfeder 154, 154, 155
 Kopf 2
 –, Blutversorgung 415 f., 416
 –, Segmenttheorie 494 f., 494
 Kopffalte 131, 132, 142
 Kopffortsatz 132, 132, 135
 Kopfnerven s. Hirnnerven
 Kopfniere 365, 366
 Kopfvensensystem 420
 Kopulationsorgane 372, 392, 393
 – der Chondrichthyes 55, 58, 184, 206, 207, 392, 393
 Kragen, Eichelwürmer 30, 31, 31
 Kragenmark, *Saccoglossus* 31
 Krallen 152, 152
 Krauscher Endkolben 439
 Kreide 43
 Kreislaufsystem 5, 394 f.
 Kreislaufzentrum 502
 Kronenmuster der Molaren 314, 314–316
 Kropf der Vögel 341, 342
 Kropfmilch 523

Labidosaurus, Unterkiefer 252
 Labium majus, minus 386
 Labmagen 345
Labrax, Blutzellen 396
 Labyrinthodontia 74, 548
 –, Beckengürtel 202
 –, Fußskelet 217
 –, Handskelet 215
 –, Schädel 226, 246, 250
 –, Unterkiefer 252
 –, Wirbel 181, 181, 182
 –, Zahnstruktur 311, 311
 Labyrinthplakode 463
Lacerta 80
Lacertilia 76, 80, 80, 549
 –, Hörorgan 465, 467
 –, Jakobson'sches Organ 444
 –, Medianauge 514
 –, Nebenniere 538
Lacrimale 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–238, 246–249
 Lagebezeichnungen 10, 10
 Lagna 461, 461, 465, 467–469, 471
 Lagomorpha 107, 554
 Lamellae olfactoriae 442, 442
 Lamellenknochen 166, 167
 Lamellenkörperchen 439
 Lamina cribrosa 244
 – epithelialis mucosae 339, 340, 346
 – – plexus choroidei 504
 – muscularis mucosae 339, 340, 345
 – propria mucosae 339, 340, 345
 – quadrigemina s. Lamina tecti
 – tecti 503 f., 508, 514
 – terminalis, Ethmoid 445
 – –, Hypothalamus 502, 522
 – transversalis 445
Lamna, Wirbel 180
 Langerhanssche Inseln 352, 353, 537
 Lanzettfischchen s. Amphioxus
 Larvalentwicklung 144
 Larynx 302, 327, 328, 333, 333
 Lateralisorgane 458, 458, 459
 Laterosphenoid 248, 249, 252
Latimeria 61, 62, 547
 –, Endhirnhemisphären 518, 519

–, Kloake 390
 Leber 4, 5, 8, 297, 338, 341, 349 f., 350, 351
 Leberkreislauf 436
 Leberpfortadersystem s. V. portae hepatis
 Lebervenen s. Vv. hepaticae
 Lederhaut s. Dermis
 Leibeshöhle s. Coelom
 Lemuriformes 552
 Lemuroidea 97, 551
 Lens crystallina s. Linse
Leontocebus, Haarmuster 156
 Lepidosauria 78, 80, 548
Lepidosiren, Kiemen 320
 –, Lungen 329
 –, Urogenitalorgane 382
 Lepidosteus 67
 Lepidotrichia 174, 175, 195
Lepisosteus 66, 67, 547
 –, Kiemenspalten 324
 –, Schwimmblase 326, 327
 Lepospondyli 73, 548
Leptodactylus, Kiemenbogen-
 derivate 221
 Leptomeninx 497
Lepus, Magen 343
 Leuchtorgane 158, 159
 Leukozyten 6, 395 f., 396
 Leydig'sche Drüse 382, 387
 – Zwischenzellen 542
 LH 533
 Lias 43
 Lieberkühnsche Drüsen 339, 345
 Lien 400
 Ligamente 164
 Ligamentum coronarium
 hepatis 294
 – falciforme hepatis 295, 296, 349
 – ovarii proprium 386
 – teres uteri 386
 Limbus spiralis 470
Limnoscelis, Schädel 247, 248
Limulus 36
 Lingula cerebelli 512
 Linophryinae 70
 Linse des Auges 446, 447, 447, 450, 451
 Linsenauge 446
 Linsenbläschen 448, 448
 Linsengrübchen 448
 Linsenplakode 448
 Lipophoren 161, 161
 Lipotyphla 551
 Lippen 301
 Lippenknorpel, Chondrich-
 thyen 183, 184, 192, 220, 223
 Lippententakel, *Branchi-
 ostoma* 24
 Liquor cerebrospinalis 497
 – folliculi 377
 Lissamphibia 74, 548
 lissencephales Gehirn 523
 Literaturhinweise 571 f.
 Litopterna 552

Lobulus(-i) ansiformis, centra-
 lis, paramedianus, simplex
 cerebelli 512
 – hepatis 350, 350, 351
 Lobus anterior der Hypo-
 physe 528
 – cerebelli ant., post. 508
 – flocculonodularis 512
 – inferior hypothalami 505,
 507, 510, 515
 – lateralis hypothalami 509,
 515
 – olfactorius 503, 506, 509,
 510, 516, 517, 518, 523, 525
 – opticus 503 f., 505–507, 509,
 510, 513, 514
 – piriformis 507, 510, 516,
 517, 520, 525
 – posterior der Hypo-
 physe 528
Logania 52
 Lokomotion 192 f., 193
 Lophiidae 70
 lophodonte Zähne 315, 316
 Lophophore, Crinoidea 38
 –, Pterobranchia 30, 32
 Lorenzinische Ampullen 460
 Loricata 554
 Lorisiformes 552
 LTH 533
 Luftröhre s. Trachea
 Luftsäcke der Vögel 331, 331
 Lumbalrippen 188
Lunaspis 53
 Lunatum 214–216
 Lungen 4, 326, 327 f., 328–333, 338
 Lungenarterie
 s. A. pulmonalis
 Lungenfische s. Dipnoi
 Lungenligamente 296, 296
 Lungenvenen
 s. Vv. pulmonales
 Luteinisierungshormon 533
Lycaenops 90
 –, Fußskelet 218
 –, Handskelet 216
 Lymphgefäßsystem 6*, 394,
 407, 425 f., 425, 426
 Lymphherzen 425, 426
 Lymphknoten 402, 402
 Lymphozyten 163, 165, 396,
 396
 Lysorophia 73, 548
 Lysosom 111

Macaca, Kopfmedianschnitt
 302
 –, Kopfvenensystem 420
 –, Larynx 333
 –, Palma manus 151
 –, Penis 393
 Macrochiroptera 97
Macropus, Magen 343
 –, weibliche Genital-
 organe 385

Macroscelidea 551
 Macula lagenae 461, 461, 467,
 469
 – neglecta 461, 464
 – sacculi 461, 461
 – utriculi 461, 461
 Magen 4, 5, 297, 337, 338, 340,
 342 f., 343–345
 Mahlzähne 312
 makrolecithale Eier 120
 –, Furchung 124, 124
 Makromeren 122, 122, 123
 Makrophagen 163
Malapterurus, elektrisches
 Organ 291
 Malleus 240, 466, 467
 Malm 43
 Mamillen 160
 Mammalia 44, 46, 89 f., 96,
 102, 550
 –, Arterienbogen 410, 411,
 413, 414, 415
 –, Auge 446
 –, autonomes Nerven-
 system 484, 484
 –, Beckengürtel 204, 204
 –, Blastocyste 125, 125
 –, Blutgefäße 410, 414, 416,
 420, 421, 432
 –, Blutzellen 396, 396
 –, branchiogene Organe 334,
 335
 –, Coelom 297, 297, 298
 –, Diaphragma 267, 298, 298
 –, Embryonalhüllen 143, 144
 –, Endhirnhemisphären 516 f.,
 516, 517, 520 f., 522, 523
 –, Entwicklung der äußeren
 Körperform 143, 143
 –, Extremitätenmuskulatur
 271, 272, 273–276, 278, 279,
 280 f.
 –, Evolution 93
 –, Facialismuskulatur 287, 288
 –, Faserbahnen des Gehirns
 525
 –, Femur 212
 –, Fibula 212
 –, Foramina im Neuro-
 cranium 245 f., 245
 –, Furchung der Eizelle 124,
 125
 –, Fußskelet 214, 218, 218
 –, Gastrulation 134, 134
 –, Gaumen 239–241, 240 f.,
 301 f., 301, 302
 –, Gebiß 312 f., 312–317
 –, Gehirn 506–510
 –, Genitalorgane 385–387, 393
 –, Geruchsorgan 444
 –, Haare 156 f., 156, 157
 –, häutiges Labyrinth 461,
 463, 466, 469, 469, 470
 –, Handskelet 213 f., 214, 216
 –, Haut 150
 –, Hautmuskulatur 290, 290
 –, Herz 414, 430, 431

- , Hirnventrikel 521
- , Humerus 211
- , Hypophyse 531
- , Jakobsonsches Organ 445
- , Kiefergelenk 254 f.
- , Kiefermuskulatur 289, 289
- , Kiemenbogenarterien 410, 411, 414
- , Kiemenbogenderivate 221, 223 f.
- , Kloakenregion 389, 390 f., 391
- , Kopfvenensystem 420
- , Leber 350, 351, 351
- , Lungen 328, 330, 332, 332, 333
- , Lymphgefäßsystem 425, 425
- , Magen 341, 342 f., 343–345
- , Mesenterien 295
- , Milz 401
- , mimische Muskulatur 287
- , Mittelohr 466, 466
- , Nebenniere 538, 539
- , Nephron 358
- , Niere 369, 369
- , Ovar 378, 386
- , Pancreas 352, 353
- , Phalangenformel 214, 218
- , Radius 212
- , Reizleitungssystem 427, 428
- , Rindenzentren 523, 523, 525
- , Rippen 189
- , Schädel 234 f., 235–245
- , Schultergürtel 188, 199, 200
- , Schultermuskulatur 273, 275
- , Skelet 186
- , Stammbaum 93–95
- , Sternalapparat 188
- , Thymus 399 f., 399
- , Tibia 212
- , Ulna 212
- , Unterkiefer 253, 254 f.
- , Verdauungstrakt 341
- , Verwandtschaftsbeziehungen 93
- , Visceralskelet 220
- , Wirbel 182, 186
- , Zähne 304, 304, 312 f., 312–317
- , Zahnersatz 306, 317, 317
- , Zentren des Gehirns 523, 523, 525
- Mammarorgane 160
- Mandibularbogen 264, 319
- Mandibulare 220, 223, 253
- Mandibularknorpel 222, 222, 253
- Manis* 107
- Manteltiere s. Tunicata
- Manus 208, 213 f.
- Marginalia 176, 176
- Markscheide des Nervens 474
- Markstränge des Ovars 375, 376
- Marsupialia 92 f., 550
- , Beckengürtel 204
- , Fußskelet 218
- , Handskelet 216
- , Humerus 211
- , Kloake 390
- , Schultergürtel 200
- , Stammbaum 94
- , weibliche Genitalorgane 385
- Marsupium 205
- Massa intermedia 508
- Mastodonta 105, 553
- Mastzelle 163, 164
- Mauser 156
- Mauthnersche Zellen 507
- Maxillare 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–241, 244–251
- Maxilloturbine 302, 445
- Meatus acusticus externus 245, 245, 464, 466, 466
- – internus 246
- Meckelscher Knochen 253
- Knorpel 192, 253
- Meckelsches Divertikel 348
- Medianauge 457, 457, 514
- Medianebene 9
- mediane Flossen 192 f., 194
- Mediastinum 297, 333
- Medulla oblongata 499, 502, 503 f., 507, 509, 510, 524
- ovarii 377, 384
- spinalis 302, 498 f.
- Medullarplatte s. Neuralplatte
- Medullarwülste s. Neuralwülste
- Megachiroptera 551
- Megakaryozyten 397, 397
- Megalichthys*, Unterkiefer 252
- Megalocephalus*, Munddach 250
- Meißnerscher Plexus 339
- Meißnersche Tastkörperchen 439
- Melanin 149, 158
- Melanophoren 149, 161, 161
- Melanophorenstimulierungshormon 533
- Melatonin 458, 544
- Membrana(e) basilaris 468, 470, 470
- elasticae der Blutgefäße 405 f.
- hyothyreoidea 333
- interosae 172
- nictitans 446, 456
- pleuropericardiaca 293, 294, 294, 298
- pleuroperitonealis 293, 294, 298, 298
- semilunaris 334
- tectoria 470, 470
- tympani 464 f., 465, 466
- – secundaria 468, 469
- vestibularis 470
- vitellina 377
- Membranen, semipermeable 112
- Menaspis* 57
- Meningen 497
- Meroblastier, Furchung 124, 124
- , Keimscheibe 124, 124
- , präsumptive Keimblätter 128
- Mesaxon 474
- Mesektoderm 219, 219
- Mesencephalon 501, 502, 503 f., 513, 514
- Mesenchym 117, 135, 139 f., 139, 163, 164
- Mesenterien 8, 8, 293, 295–297, 348
- Mesethmoid 242, 244, 244
- Mesocardium 295, 431, 432
- Mesocolon 295, 297
- Mesocuneiforme 214
- Mesoderm 127 f., 127, 128, 130, 132, 133, 135, 137, 138, 148
- Mesodermbildung bei Evertabraten 34
- Mesodermderivate 136 f.
- Mesodermtaschen, *Branchiostoma* 129, 137
- Mesogastrium dorsale 296, 297
- Mesohepaticum ventrale 295
- mesolecithale Eier 120
- –, Furchung 123, 123
- Mesonephros 363 f., 363, 366, 367, 370
- Mesopterygium 205
- Mesopulmonium 298
- Mesorchium 296
- Mesosalpinx 296
- Mesothel 115
- Mesovarium 296
- Mesozoikum 43 f.
- Metacarpalia 185, 208, 208, 213, 215, 216
- Metacarpus 208, 213
- Metaconid 314–316
- Metaconulus 314
- Metaconus 314, 314–316
- Metapherie 316
- Metamerie 7, 231
- Metamorphose 145
- Metanephros 362, 363 f., 363, 368, 370
- Metapleuralfalten 25, 25
- Metapodium 208, 216
- Metapterygium 205, 206, 207
- Metatarsalia 208, 208, 217, 218, 218
- Metatarsus 208, 218
- Metatheria 92 f., 550
- Metencephalon 502, 503 f.
- Metoposaurus* 73
- Miacioidea 99, 552
- Microchiroptera 97, 551
- Microsauria 72, 73, 548
- Mikroglia 497
- mikrolecithale Eier 120
- –, Furchung 121 f., 122
- Mikromeren 122, 123

- Mikropinozytose 111
 Mikrovilli 111
 Milchdrüsen 160
 Milchgebiß 306, 312
 Milchleisten 159, 160
 Milchmolaren 312
 Milz 4, 400 f., 401
 Milzvene s. V. lienalis
 mimische Muskulatur 287
 Mineralcorticoide 538
 Miozän 43
 Mississippian 43
 Mitochondrien 110, 111
 Mitteldarm 339
 Mittelfuß 208, 218
 Mittelhand 208, 213
 Mittelhirn s. Mesencephalon
 Mittelohr 464 f., 465, 466
 Mittelohrraum 465
 Mixopterygium 55, 58, 184, 206, 207, 392
 Moeritheroidea 553
 Molaren 304, 312, 312, 313
 Monodactylidae 70
 Monodactylie 218
 Monotremata 92, 550
 –, Kloake 389, 390
 –, Schultergürtel 200
 Monozyten 163, 165, 396, 396
 Mosasaurier 81
 motorische Endplatte 258
 motorisches Rindenzentrum 523, 523
 MSH 533
 Müllerscher Gang 381, 384, 389
 Multicuspidati 312
 Multituberculata 91, 550
 Mund 4, 299 f.
 Mundbucht 299
 Mundcirren, *Branchiostoma* 24
 Munddach 226, 227 f., 227, 231, 232, 233, 239 f., 239–241, 249 f., 249–251
 Munddrüsen 303
 Mundhöhle 4, 4, 299 f., 300–302
 Muschelkalk 43
 Musculus(-i) abductor hal-lucis 278
 – – indicis 274, 280
 – – pollicis 274, 280
 – adductor arcuum 285, 286
 – – femoris 276, 277, 283
 – – longus 276, 282
 – – magnus 276, 283
 – – mandibulae 286, 289, 289
 – ambiens 276, 276, 282
 – anconaeus 274, 280
 – arrector pili 157
 – biceps brachii 262, 273, 273, 281
 – – femoris 276, 277, 283
 – brachialis 273, 273, 281
 – – inferior 271, 281
 – brachioradialis 274, 280
 – caudalipuboischiotibialis 283
 – – caudifemorales 276, 277, 269, 283
 – – caudiloflexorius 283
 – – ciliaris 451
 – – cleidomastoideus 287
 – – coccygeofemorales 283
 – – constrictor superficialis 285, 286 f., 286
 – – contrahentes 281, 283
 – – coracoarcuales 268
 – – coracobrachiales 273, 273, 280 f.
 – – coracohumeralis 281
 – – coracoradialis 281, 284
 – – costocervicalis 267
 – – cremaster 380
 – – cricothyreoideus 333
 – – cruralis 282
 – – crurococcygeus 276, 283
 – – cutaneus pectoris 290
 – – deltoideus 271, 272, 273, 280
 – – depressor mandibulae 286, 288
 – – digastricus 288 f., 289, 302
 – – digitales interossei 281
 – – dilatator pupillae 450, 451
 – – dorsalis scapulae 280
 – – dorsalis trunci 264, 265, 266
 – – epicondyllocubitalis 280
 – – epicondyloradialis 281
 – – epitrochleoanconaeus 274, 281
 – – epitrochleocubitalis 281
 – – extensor(es) antebrachii 280
 – – – carpi 274, 280
 – – – cruris brevis 282
 – – – digiti quinti 274, 280
 – – – digitorum breves 274, 278, 280, 282
 – – – communis 272, 274, 278, 280, 282
 – – – longus 282
 – – – hallucis longus 278, 282
 – – – – brevis 278
 – – – indicis 274, 278
 – – – pollicis 274
 – – femorotibialis 276, 282
 – – fibulotarsalis 283
 – – flexor(es) accessorius 281
 – – – antebrachii 281
 – – – carpi 274, 281
 – – – digitorum breves 281, 283
 – – – – longus 278, 283
 – – – profundus 274, 281
 – – – sublimis 274, 281, 283
 – – – hallucis longus 278, 283
 – – – palmaris 274, 281
 – – – profundus 283
 – – – tibialis externus, internus 276, 277, 283
 – – gastrocnemius 277, 278, 279, 283
 – – gemelli 283
 – – genioglossus 302
 – – geniohyoideus 302
 – – glutaei 276, 276, 282
 – – gracilis 276, 277, 283
 – – iliacus 275, 276, 282
 – – iliocostalis 264, 267
 – – ilioextensorius 282
 – – iliofemorales 276, 276, 282
 – – iliofibularis 276, 277, 282
 – – iliobtibialis 276, 276, 282
 – – iliortrochantericus 282
 – – infraspinus 273, 273, 275, 281
 – – interarcuales 285, 286
 – – interbranchiales 285, 286
 – – intercostales 264, 266, 267
 – – intermandibularis 286, 289
 – – interosseus(-i) cruris 283
 – – – dorsales 274, 278, 281, 283
 – – – palmares 281
 – – – plantares 283
 – – ischiofemorales 283
 – – ischioflexorius 283
 – – ischiortrochantericus 277, 283
 – – latissimus dorsi 271, 272, 273, 280
 – – levator(es) arcuum 285, 286
 – – – bulbi 270
 – – – palatoquadrati 286, 288
 – – – palpebrae 270
 – – – scapulae 267, 268
 – – longissimus cervico-capitis 267
 – – – dorsi 264, 267
 – – lumbicales 281, 283
 – – masseter 289, 290
 – – mylohyoideus 286, 289, 302
 – – obliqui abdominis 264, 266, 266
 – – – bulbi 270, 270
 – – obturator(ius) externus, internus 276, 277, 283
 – – omohyoideus 267, 269
 – – opercularis 471
 – – palmaris brevis 281
 – – – longus 284, 281
 – – pectineus 282
 – – pectoralis 268, 272, 273, 281
 – – peroneotibialis 278
 – – peroneus brevis, longus, tertius 278, 282
 – – piriformis 276, 277, 283
 – – plantaris 278, 283
 – – – longus 283
 – – popliteus 278, 283
 – – praeorbitalis 286, 289
 – – procoracohumeralis brevis, longus 280, 284
 – – pronator profundus 274, 278, 281, 283
 – – – quadratus 274, 281
 – – – teres 274, 281
 – – propatagialis 280
 – – protractor lentis 446
 – – psoas 275, 276, 282
 – – pterygiales 271, 271
 – – pterygoideus externus, inter-nus 289, 290

- puboischiofemoralis externus 276, 277, 283
 - internus 275, 276, 282
 - puboischiotibialis 276, 277, 283
 - pubotibialis 276, 277, 283
 - quadratus femoris 276, 277, 283
 - quadriceps femoris 276
 - rectus(-i) abdominis 264, 266, 266, 267
 - – bulbi 270, 270
 - – capitis 267
 - – femoris 276, 276, 282
 - retractor bulbi 270
 - – lentis 446
 - rhomboideus 268, 268
 - sartorius 276, 276, 282 f.
 - scapulohumeralis anterior 272, 273, 280
 - – brevis, posterior 280
 - semimembranosus 276, 277, 283
 - semitendinosus 276, 277, 283
 - serratus anterior, ventralis 267, 268, 268
 - soleus 278, 283
 - sphincter colli 286, 287
 - – oris 302
 - – pupillae 450, 451
 - spinalis capitis 267
 - splenius capitis 267
 - sternocleidomastoideus 286, 287
 - sternohyoideus 266, 267, 269, 302
 - sternomastoideus 287
 - subarcualis 287
 - subcorascapularis 271, 272, 273, 280
 - subcostales 264, 266
 - subscapularis 272, 273, 280
 - subvertebralis 264, 266
 - supinator 274, 280
 - supracoracoideus 271, 273, 273, 275, 281
 - supracostales 264, 266, 267
 - supraspinatus 273, 273, 275, 281
 - temporalis 289, 289
 - tensor fasciae latae 282
 - teres major, minor 272, 273, 280
 - tibialis anterior 278, 282
 - – anticus brevis, longus 282
 - – posterior 278, 283
 - – posticus 283
 - transversospinalis 264, 267
 - transversus abdominis 264, 266, 266, 267
 - trapezius 268, 286, 287
 - triangularis 267
 - triceps brachii 262, 271, 272, 273, 280
 - ulnocarpalis 281
 - vasti femoris 276, 276, 282
- Muskel, Feinbau, Fiederung 260, 261
- Muskelfascie 164, 257
- Muskelfasern 257, 257
- Muskelfunktion 262, 262
- Muskelgewebe 6, 118, 256 f., 257
- Muskelhomologien 261
- Muskelknospen 264
- Muskelmagen der Vögel 341, 343, 344
- Muskelspindeln 439, 440
- Muskelsystem 256 f.
- Muskeltonus 258
- Muskelzellen 256, 257
- Muskulatur der Hinterextremität 275 f., 276, 278, 279
- – Kiemenbogen 285 f., 285, 286
 - – paarigen Flossen 271, 271
 - – Vorderextremität 272 f., 273–275
 - – des Hyoidbogens 287, 288
 - – Kieferbogens 288 f., 289
 - – Schultergürtels 268, 268
- , Einteilung 258 f.
- , Terminologie 260
- Mustelidae 552
- Mustelus* 56
- , Neurocranium 220
 - , Visceralskelet 220
- Mutation 12 f.
- Myctophum*, Leuchtorgan 159
- Myelencephalon 502, 503 f.
- Meylinscheide 473, 474
- Myelozyten 397
- Myocard 427
- Myocoel 137
- Myocommata 187, 187, 263
- Myodome 234, 234
- myoepicardialer Mantel 431, 432
- Myoepithel 118
- Myofibrillen 118, 256, 257, 258
- Myomere 24, 25, 263, 263
- Myomorpha 107, 554
- Myoseptum 8, 187, 263, 265
- Myotom 139, 139, 264
- Myrmecophagidae 554
- Mysticeti 106, 554
- , Barten 302
- Myxine* 47
- , Kiemen 318, 321 f.
- Myxinoidea 47, 546
- , Geruchsorgan 443
 - , Kiemenbogenarterien 408
 - , Kiemendarm 318, 321 f.
 - , Kloake 390
 - , Nephron 358
 - , Urogenitalorgane 365, 366
- Nabelstrang 142, 143, 144, 337
- Nachniere s. Metanephros
- Nagel 152, 152
- Nagezähne 313
- Nares s. äußere Nasenöffnung
- Nasale 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–238, 244, 246–249, 247
- Nase 4, 441 f.
- Nasendrüsen 443
- Nasenhöhle 443 f., 444
- Nasenkapsel 190 f., 190–192, 220, 226, 227, 231
- Nasennuskel 244, 443 f., 445
- Nasennebenhöhlen 444
- Nasenöffnungen 226, 227 f., 227, 231, 238, 241, 246, 247, 249–251, 302, 443
- Nasenrachengang 444
- Nasenvorhof 443
- Nasoturbine 445
- Natrix*, Gl. thyreoidea 534
- natürliche Auslese 14
- natürliches System 21
- Naviculare 214, 218
- Nebengekrösefalten 296
- Nebenhoden s. Epididymis
- Nebenhodengang s. Ductus epididymidis
- Nebennierenarterie 296
- Nebenniere 367, 368, 537 f., 538, 539
- , Hormone 538 f.
- Nebennierenandrogene 538
- Nebennierenmark 538, 539, 540
- Nebennierenrinde 537 f., 538, 539
- Nectridia 72, 73, 548
- Necturus* 75
- , Entwicklung der äußeren Körperform 141
- , Wirbel 180
- Neocerebellum 512
- Neocortex s. Neopallium
- Neognathae 87, 550
- Neopallium 506, 509, 510, 516, 517, 520 f., 524, 525, 526
- Neornithes 87, 550
- Neotenie 26
- Nephridien 5, 360
- Nephron 354 f., 355, 356, 358
- Nephros 354
- Nephrotom 133, 139, 293, 361, 361
- Nerv(en), Erregungsleitung 475
- , Leitungsgeschwindigkeit 475
- Nervenfasern 473 f.
- , Auswachsen der 479 f.
- Nervengewebe 119
- Nervengewebe, Branchialnerven 490 f., 491
- , Hirnnerven 487 f., 488
 - , Spinalnerven 480 f., 480, 481
- Nervenplexus 478, 479

- Nervensystem 4, 472 f.
 Nervenzellen 472 f., 473
 Nervus(-i) abducens 487, 488, 489, 493
 – accessorius 487, 488, 489, 492
 – facialis 487, 488, 489, 491, 492
 – glossopharyngeus 487, 488, 489, 491 f., 491
 – hyomandibularis 492
 – hypobranchialis 496
 – hypoglossus 487, 488, 489, 493
 – laterales 458, 488, 489 f.
 – maxillo-mandibularis 492
 – occipitales 488
 – oculomotorius 487, 488, 489, 493
 – olfactorius 487, 488, 489 f., 517 f.
 – ophthalmicus profundus 488, 489, 491, 492
 – – superficialis 490
 – opticus 446, 447, 455, 455, 487, 488, 489 f.
 – stato-acusticus 487, 488, 489 f.
 – terminalis 487, 488, 489, 491, 492, 509, 510
 – trigeminus 487, 488, 489, 491, 492
 – trochlearis 487, 488, 489, 493
 – vagus 487, 488, 489, 491, 492
 – vestibulocochlearis 487, 489 f.
 – vomeronasalis 508
 Netzhaut s. Retina
 Netzmagen 344
 Neunauge s. *Petromyzon*
 Neuralbogen 8, 177, 178, 180, 181, 183, 184, 186, 192
 Neuraldrüse, Tunicata 532
 Neuralia des Carapax 176, 176
 Neuralleiste 133, 136, 136, 219
 Neuralplatte 132, 133, 135, 136, 431
 Neuralrinne 133, 136
 Neuralrohr 25, 135, 136, 137, 139, 143, 293
 Neuralwülste 136, 136, 142, 143
 Neurilemm 473, 474
 Neurit 473, 473
 Neurocranium 189 f., 190–192, 220, 226, 228 f., 231, 232, 233, 236, 241 f., 242, 251
 –, Foramina 245, 245
 Neuro-Ektoderm 127, 127, 128, 129, 130, 137, 138, 148, 472
 Neurofibrillen 474
 Neurofilamente 474
 Neuroglia 119, 497
 Neurohypophyse 503, 528, 528–531
 Neuromasten 458 f., 458, 459
 Neuron 472 f., 473
 Neuropophys spinalis caudalis 540 f., 541
 Neuroporus 135, 137, 502
 Neurosekret 530, 532
 Neurotubuli 474
 Neurula 135, 137, 138
 Nickhaut 55, 456
 Nidamentdrüse 282, 283
 Nieren 4, 5, 8, 354 f., 355, 356, 358, 361–363, 366–370
 Nierenbecken 369
 Nierenkanälchen 5, 354 f., 355, 356, 358
 Nierenkörperchen s. Corpusculum renis
 Nierenmark 369, 369
 Nierenportadersystem s. V. portae renis
 Nierenrandkanal 387, 388
 Nierenrinde 369, 369
 Nierentubuli 354 f., 355, 356, 358
 Nissl-Schollen = Nissl-Substanz 473, 473
 Nodulus cerebelli 512
 Nomenklatur 18 f.
 Nonruminantia 104
 Noradrenalin 484, 540
 Notarium 185
 Nothosauria 79
 Notioprogonia 552
 Notochorda 3, 176
 Notungulata 102, 552
 Nuchale 176
 Nucleolus 110, 111
 Nucleus(-i) 110, 111
 – ambiguus 505, 513
 – basales 518
 – cerebelli s. Kleinhirnkerne
 – cochleares s. Cochleariskerne
 – cuneatus 525
 – im Zentralnervensystem 501
 – dorsalis n. vagi 505, 513
 – gracilis 525
 – gustatorius 505, 513
 – habenulae 515
 – paraventricularis 529
 – praeopticus 529
 – pulposus 177
 – ruber 514
 – salivatorius 505, 513
 – solitarius 506, 513
 – supraopticus 529
 – tegmenti 525
 – tractus spinalis et mesencephali n. trigemini 506, 513
 – vestibulares s. Vestibulariskerne
 Oberflächen-Volumen-Beziehungen 17 f.
 Oberhaut 149
 Occipitalbogen 191, 191, 192, 220
 Occipitale s. Os occipitale
 Occipitallappen 522
 Occipitalnerv(en) 487, 488, 489, 493
 Occipitalpfiler s. Occipitalbogen
 Occiput 229, 243
 Ocytocin 533
 Odontoblasten 304, 306, 310
 Odontoceti 106, 554
 Odontognathae 86, 87, 550
 Oesophagus 4, 5, 302, 338, 340, 341 f., 341
 Oestradiol 542
 Östrogene 538, 541
 Oestron 542
 Ohrbläschen 463, 463
 Ohreinschnitt 226, 227, 227, 248
 Ohrkapsel 189, 190–192, 191, 220, 227, 230, 231, 465, 468
 Ohrmuschel 466
 Ohrplakode 463
 Okklusion 314
 Olecranon 211, 212
 Oligodendrogliazellen 474, 497
 oligolecithale Eier 120
 Oligozän 43
 Omasus 345, 345
 Omentum majus 295, 296, 297
 – minus 295, 296, 349
 Omosternum 188
 Ontogenese 146
 Oogenese 376, 377, 378
 Oogonien 376
 Oozyten 376
 Opercularia 175, 231, 232, 234
 Operculum, äußere Nasenöffnung von Vögeln 444
 –, Amphibienohr 471, 471
 –, Chimaerae 321
 –, Kaulquappen 325
 –, Osteichthyes 318, 323
Ophiacodon 90
 –, Beckengürtel 203
 –, Extremitäten 208
 –, Fußskelet 218
 –, Halswirbel 186
 –, Handskelet 216
 –, Radius und Ulna 212
 –, Zahnersatz 307
Ophiophagus, Zähne 311
 Ophthalmicusplakode 136
 opisthocoele Wirbel 178, 178
 Opisthonephros 362, 362, 364 f., 382
 Opisthoticum 226, 230, 232, 239, 241–243, 251
 Orbita(e) 189, 192, 227
 Orbitalknorpel 192
 Orbitalplatte 191, 192
 Orbitosphenoid 234, 244

- Ordnungen 20
 Ordovizium 43 f.
 Oreodontidae 553
 Organe, Lagebeziehungen 8
 Organisator 146
 Organon Corti s. Cortisches Organ
 – vomeronasale 301, 301, 444, 445
 Ornithischia 83, 83, 549
 –, Beckengürtel 203
 Ornithopoda 84, 549
Ornithorhynchus 92
 –, Schultergürtel 200
 Orthosympathicus
 s. Sympathicus
Orycteropus 107
 Os(sa) cornu 152
 – hyoideum 302, 333
 – ilium s. Ilium
 – ischii s. Ischium
 – occipitale 236, 237, 239, 241 f., 241–245
 – penis 196
 – pubis s. Pubis
 – rostralia 196
 – sphenoidale 243
 – temporale 243
Osmerus, Bauchflosse 206
 Osmose 112, 405
 Ossifikation 168 f., 168–170
 Ossifikationszentren 170, 170
 Osteichthyes 46, 58 f., 547
 –, Branchialmuskulatur 287
 –, Endhirnhemisphären 518, 519
 –, Kiemendarm 323 f.
 –, Niere 365
 –, Operculum 318, 323
 –, Schädel 230 f., 231, 232, 234
 –, Schultergürtel 197, 198
 –, Schwanzflosse 194, 194
 –, Stammbaum 60
 –, Unterkiefer 252, 253 f.
 –, Wirbel 179
 Osteoblasten 168, 168
 Osteogenese 168, 168, 169
 Osteoid 168, 168
 Osteoklasten 167, 168
Osteolepis 61
 –, Schädel 231
 Osteone 166, 167
 Osteostraci 49, 50, 546
 Osteozyten 167, 168
 Ostium bursae Fabricii 368
 – tubae uterinae 366–368
 – uteri 386
 Ostracodermata 48 f., 49, 50, 52, 546
 –, Kiemendarm 50, 323
 –, Neurocranium 220
 –, Schwanzflosse 194
 –, Visceralskelet 220
 Oval der Schwimmblase 326, 327
 Ovar 5, 25, 366, 368, 376 f., 377, 378, 382, 386
 –, Zwischenzellen 542
 Ovarialhöhle 377
 Oviduct 4, 366–368, 381 f., 382, 384, 385, 389, 391
 Oviparie 381
 Ovisac 382
 Ovoviviparie 381
 Ovulation 377, 377
 Paarhufer, Paarzeher 101, 103, 553
 –, Stammbaum 104
 paarige Flossen 7, 205 f., 205, 206
 Paedogenese 26
 Palaeocerebellum 512
 Palaeodonta 553
 Palaeognathae 87, 87, 550
Palaeogyrinus, Schädel 226, 246
 Palaeoniscoidea 64, 64, 67, 547
Palaeoniscus 64
 Palaeopallium 506, 509, 516, 517, 518, 520
 Palaeostriatum 524
 Paläozoikum 42 f.
 Palatinum 226, 229, 231, 232, 236, 238–241, 240, 244, 245, 249–251, 251
 Palatoquadratknochen 222, 223, 233
 Palatoquadratum 184, 192, 220, 223, 227
 Palatum 301, 301
 – durum, molle 302
 Paleozän 43
 Pallium 502, 502, 504, 518
 Palma manus 151
 Palmaraponeurose 274, 275
 Pancreas 4, 5, 8, 297, 337, 341, 352 f., 352, 353
 Pancreozymin 543
 Panniculus adiposus 160
 – carnosus 160, 290, 290
 Pansen s. Rumen
 Pantodonta 102, 552
 Pantotheria 92, 550
 Papilla amphibiorum 461, 471, 471
 – basilaris 461, 467–469, 468
 – genitalis 382
 – n. optici 455
 – urinalis 367, 389
 – urogenitalis 366–368, 389
 Papillarkegel 452
 Papillarleisten 151, 151
 Parabronchi 331, 332
 Parachordalia 191, 191, 192
 Paraconid 314–316
 Paraconus 314, 314–316
 Paraflocculus 512
 Paraganglien 486, 540
 Paragenitalis 384
 Paraglossum 221
 Parallelbildung 16
 Paramedianschnitte 9
 Paraphyse 457, 502, 503, 515, 515
 Parapinealorgan 457, 503, 544
 Parapsida 78, 549
 Parasphenoid 226, 227, 229, 231, 234, 239, 241, 242, 249, 249–251, 251
 Parasympathicus 482 f., 483–485
 Parathormon 535
 Parathyreoida s. Gl.
 parathyreoidea
 Parethmoidale 234
 Parietallauge 457
 Parietale 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–239, 242–244, 244, 246–249, 252
 Parietallappen 522
 Parietalorgan 457, 457, 502, 503, 505, 514, 515
 Paroophoron 384
 Pars cavernosa [spongiosa] urethrae 391
 – distalis der Hypophyse 528, 531
 – intermedia der Hypophyse 528, 528, 529, 531
 – tuberalis der Hypophyse 528, 528, 531
 Passeriformes 88, 89
 Patella 186
 Patriotheria 92, 550
 Paukenhäute 334
 Paukenhöhle 243, 465, 465, 466
Pavo, Magen 343
 Pecora 104, 553
 Pecten des Vogelauges 446, 452
 Pedunculus(-i) cerebelli 511, 512
 – cerebri 504, 507, 514, 528
 Pegasidae 70
 Pelicaniformes 88
 Pelvis renalis 369, 369
 Pelycosauria 90, 90, 549
 –, Beckengürtel 204
 –, Femur 212
 –, Fibula 212
 –, Schädel 233, 236, 236, 239, 239–243
 –, Schultergürtel 200
 –, Skelet 185
 –, Tibia 212
 –, Unterkiefer 253
 –, Zähne 312
 Penis 391, 392, 393
 Pennae 154
 Pennsylvanien 43
 Pepsin 343
 Peramelida 95, 550
 Perca 68, 69
 –, Seitenorgan 458
 –, Skelet 184
 –, Verdauungstrakt 340
 Peribranchialraum, *Branchiostoma* 25, 25

Pericard 63, 332
 Pericardhöhle 4, 6, 293, 294,
 295, 297, 298, 332, 333, 429,
 Perichondrium 165
 Periderm 157
 Perikaryon 472, 473
 Perilymphe 468, 468
 Perilymphsack 468, 469
 Perimysium 257, 260
 Perioden 42 f.
 Periost 166, 167
 Perioticum 239, 241–244,
 242 f.
 peripheres Nervensystem 472
 Perissodactyla 101, 553
 –, Femur 212
 –, Handskelet 216
 –, Reduktion der Finger und
 Zehen 214, 216, 218
 –, Stammbaum 103
 Peristaltik 336
 Peritonealhöhle 6, 295, 297
 Peritoneum 8, 292
 Perm 43
 Pes 208
 Pessulus 334
 Petalichthyida 53, 54, 546
 Petromyzon 46, 47
 –, Gehirn 505, 509
 –, Geruchsorgan 443
 –, häutiges Labyrinth 461
 –, Kiemenbogenarterien 409
 –, Kiemendarm 321 f., 323
 –, Kloake 389, 390
 –, Medianaugen 514
 –, Neurocranium 220
 –, Niere 365
 –, Skelet 183
 –, Spinalnerven 481
 –, Verdauungstrakt 340
 –, Visceralskelet 220
 Petromyzontia 47, 546
 Pflügersche Schläuche 375
 Pfortadersystem 403
 – der Hypophyse 530, 530,
 531, 532
 – – Leber s. V. portae hepatis
 – – Niere s. V. portae renis
 phaeochrome Zellen 540
 Phagozyten 397
 Phalangenformel 214, 218
 Phalanges 208, 208, 213,
 215–218
 Phallus 391
 pharyngeale Zähne 305
 Pharyngobranchiale 184, 192,
 220, 220
 Pharyngolepis 49
 Pharynx 3, 4, 5, 302, 318, 338
 Phenacodus 102
 Pholidota 107, 554
 Photophoren 158, 159
 Photorezeption 446
 Phrynosoma, Verdauungstrakt
 341
 Phyla 20
 Phyllolepidia 53, 54, 546

Phyllolepis 53
 Phylogenie 146
 Phylogenie, Evertrebraten 32 f.
 Pia mater 497, 497, 528
 Piciformes 88
 Pigment der Dermis 161 f.,
 161
 Pigmentepithel der Retina
 447 f., 447, 448, 452, 453
 Pilosa 554
 Pimelodidae 70
 Pinealorgan 50, 457, 457, 502,
 503, 505, 514, 544
 Pinnipedia 101, 552
 Pionierfasern 480
 Pipa, Nasenhöhle 444
 Pisces 46 f., 545
 –, Arterienbogen 407 f., 409,
 411
 –, Bauchflosse 206, 207
 –, Beckengürtel 201, 201
 –, Blutkreislauf 432
 –, Brustflosse 205, 207
 –, Dimalskelet 173 f., 173,
 174
 –, Flossenmuskulatur 271
 –, Gl. thyroidea 534
 –, Harnblase 371
 –, Hörorgan 463 f.
 –, Kiemen 318–324, 319 f.
 –, Kiemenbogenarterien
 407 f., 409, 411
 –, Kloake 388 f., 389
 –, Lungen 326, 328 f., 329
 –, Magen 343, 344
 –, Mittelohr 466
 –, Ohrkapsel 468
 –, Rippen 187
 –, Rumpfmuskulatur 263 f.,
 263, 264
 –, Schädel 184, 189 f., 190,
 230 f., 231, 232, 234
 –, Schultergürtel 197, 198
 –, Schwanzflosse 194, 194
 –, Schwanzmuskulatur 269
 –, Schwebbewegungen 193,
 193
 –, Skelet der paarigen Flossen
 205 f., 205, 206, 208
 –, Stellung der Extremitäten
 209 f., 209
 –, Telencephalon 518, 519
 –, Urogenitalorgane 382
 –, Wirbel 179, 180, 181, 182
 Pisiforme 213, 214–216
 Pituizyten 529
 Placenta 125, 144, 144, 385
 Placentalia 95 f.
 –, Stammbaum 95
 Placodermi 52, 53, 546
 –, Knochenpanzer 173, 173
 –, Schultergürtel 197, 198
 –, Schwanzflosse 194
 Placodontia 78 f., 79, 549
 Placodus 79
 –, Zähne 311
 Plakoden 136, 459, 479

Plakoidschuppen 150, 160,
 173, 174, 305, 310
 Planta pedis 151
 Plantaraponeurose 277, 278,
 279
 Plasma 395
 Plasmalemm 110, 111
 Plasmazellen 163, 165
 Plastron 175, 176
 Plateosaurus 83
 Plattenepithel 113, 114
 platybasischer Schädel 251
 Platyrrhina(-ni) 99, 551 f.
 Platyrrhina 302
 Plectrum 471
 Pleistozän 43
 Plesiadapoidea 97, 551
 Plesiosauria 78, 549
 –, Vordergliedmaße 210
 Plesiosaurs 79
 Pleuracanthodii 56, 57, 547
 Pleurahöhle(n), -räume 6, 293,
 294, 296 f., 297, 298, 332,
 333
 Pleuralia des Carapax 176, 176
 Pleuralplatten 176, 176
 Pleurocentrum 181, 181, 182
 Pleurodeles, Seitenorgan 459
 Pleurodora 77
 pleurodonte Zahnbefestigung
 304, 305, 312
 Pleuropericardmembrani
 s. Membrana pleuropericar-
 dica
 Pleuroperitonealhöhle 294
 Pleuroperitonealmembran
 s. Membrana pleuroperito-
 nealis
 Plexus brachialis 478, 479
 – carpalis 433
 – choroideus(-ei) 497, 504
 – – medius 505
 – – ventriculi lateralis 508
 – – – quarti 502, 504,
 505–508, 510
 – – – tertii 502, 507, 515
 – coeliacus 485
 – lumbosacralis 479
 – mesentericus inf., sup. 485
 – myentericus 339, 340
 – submucosus 339
 Pliozen 43
 Plumae 154
 Podicipediformes 88
 Podocnemys, Handskelet 215
 Poeciliidae, Begattungsorgan
 393
 Pogonophora 32
 Poikilothermie 161
 Pollex 213
 Polyodon 65, 65, 547
 –, Kiemenspalten 324
 Polyplodisierung 15
 Polyprotodonta 93, 550
 Polypterus 64, 65, 547
 –, äußere Kiemen 324
 –, Bauchflosse 206

- , Brustflosse 205
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Kiemendarm 324
 –, Lunge 326, 326, 328, 329
 –, Schwanzflosse 194, 195
 Pongidae 552
 Pons 502, 503 f., 506, 507, 508, 510
 Population 15
 Porphyrpsin 453
 Portalherz 427
 Portalvenen der Hypophyse 532
 Portalvenensysteme 433
 Porus abdominalis 48, 63, 69, 389, s. auch Abdominalpore
 – genitalis 58, 69, 382
 – urinarius 382
 Postcleithrum 198
 Postfrontale 226, 228, 228, 231, 232, 236–238, 246–248
 postganglionäres Neuron 483, 483
 Postminimus 215
 Postnasale 231
 Postneurale 176
 Postorbitale 226, 228, 228, 231, 232, 236–238, 241, 243, 246–249
 Postparietale 226, 228, 228, 231, 232, 237, 238, 238, 242, 243, 246, 247, 249
 Postrostrale 231
 Postspleniale 231
 Posttemporale 198, 234
 posttemporales Fenster 231
 Postzygapophyse 177
 Potamogale 96
 Präadaptation 17
 Praearticulare 252, 253, 254
 Prächordalplatte 135
 Praefrontale 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–238, 246–248
 präganglionäres Neuron 483, 483
 Praehallux 217, 218
 Praehomininae 99
 Praemaxillare 226, 228, 228, 231, 232, 234, 236–241, 244, 246–249, 247, 250, 251
 Prämolaren 312, 312, 313
 Praeoperculare 231, 232, 234
 Praeparietale 237
 Praepollex 215
 Praepubis 204, 204
 Praeputialsack 389
 Praesphenoid 231, 238, 241, 242, 244, 244, 245
 Praesternum 188
 präsumptive Keimblätter 128
 –, Organanlagen 148
 Praetarsale 217
 Praezygapophyse 177
 primärer Harnleiter 361, 363, 363, 366, 367, 370, 373, 384, 388, 391
 primäres Kiefergelenk 91, 254
 Primärfollikel des Ovars 376, 376
 Primärharn 356
 Primates 97 f., 551 f.
 –, Embryonalhüllen 134, 135
 –, Furchung 125
 –, Phalangenformel 214
 –, Stammbaum 98
 –, Stämmgrube 132, 132, 133
 Primitivknoten 128, 132, 135, 143
 Primitivrinne 132
 Primitivstreifen 128, 132, 132, 133, 135, 142, 143
 Prioritätsgesetz 21
Pristiophorus, Zähne 305
Pristis, Zähne 305
 Proatlas 186
Probainognathus, Kiefergelenk 254
 Proboscidea 105, 553
 Proboscis, Hemichordata 30, 31
 Procellariiformes 88, 89
 Processus angularis mandibulae 253
 – articularis mandibulae 253
 – basipterygoideus 191
 – ciliaris 446, 451
 – coronoideus mandibulae 253, 254
 – costarii 189
 – falciformis des Teleosteer-Auges 446, 452
 – mastoideus 243
 – orbitalis palatoquadrati 223
 – papillaris 452
 – paroccipitalis 239, 241, 243, 245
 – paroticus 465
 – postorbitalis 190
 – praeorbitalis 190
 – praepubicus 204
 – spinosus vertebrae 177, 179
 – styloideus 220
 – supinatorius humeri 211
 – transversus vertebrae 177, 179, 180, 181
 – uncinatus costae 185
 – vaginalis peritonei 380, 380
 procoeler Wirbel 178, 178
 Procoracoid 198, 199, 200
 Proctodaeum 300, 338, 388, 390, 391
 Procyonidae 552
 Progesteron 542
 Projektionsbahnen 522
 Prolactin 533
 Prominentia spiralis 470
 Pronation 209
 Pronephros 361, 362 f., 362, 363, 364 f., 366
 Pronephroskammer 365
 Prooticum 226, 230, 232, 234, 237, 239, 241, 242, 246–248, 250, 251
 Propriozeptoren 438
 Propterygium 205
 Prosencephalon 373, 501, 502, 503 f., 503, 514 f.
 Prosimiae 551
 prospektive Bedeutung 146
 – Potenz 146
 Prostata 384, 387, 388
Proteles 100
Proteus 75
 –, Kiemenbogenderivate 221
 Proteutheria 551
 protocerke Schwanzflosse 195
 Protochordata 545
 Protoconid 314–316
 Protoconulus 314
 Protoconus 314, 314–316
 Protoloph 316
 Protonephridien 26
 Protoplasma 110
Protopterus 63, 63
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Kiemen 320
 –, Kiemenbogenarterien 411
 –, Lungen 329
 –, Magen 340
 –, Urogenitalorgane 366, 367
 –, Verdauungstrakt 340
 Protorosauria 549
 Prototheria 91, 550
 Protrogomorpha 554
 Protungulata 554
 Psalter s. Omasus
 Pseudobranchia 320
 Psittaciformes 88
Pteraspis 52
 Pterobranchia 30, 31, 545
 Pterodactyla 549
Pteroniscus 67
 Pterosauria 83, 84, 549
 Pteroticum 232, 234, 239, 241–244, 242
 Pterygoid 226, 229, 231, 232, 233, 238–241, 239, 241, 243–245, 248–251, 249 f.
 Pterygopodium 55, 207
Ptilocercus, Haarmuster 156
 Ptyctodontida 53, 54, 546
 Pubis 185, 201, 201–204
 Pulmonalisbogen 415
 Pulpa, rote, weiße 401, 401
 Pulpahöhle 304, 304
 Pupille 447, 450
 Purkinje-Zellen 512
 Putamen 521
 Pygale 176
 Pygostyl 185, 185
 Pylorus, Pylorusregion 339, 341, 343, 344, 345
 Pyramidenbahn 514, 521, 525
 Pyramis vermis cerebelli 512
 Pyrotheria 102, 552
Pyrotherium 102
Python, Schädel 248
 Quadrato-Articulargelenk 254, 255

Quadratojugale 226, 228, 229,
231, 236–239, 241, 243,
246–251
Quadratum 226, 229, 231, 232,
237–241, 239, 242, 243, 246,
248–251, 254, 255
Quartär 43
Quastenflosser 62
quergestreifte Muskulatur 6,
118, 257 f., 257
Querstreifungsphänomen der
Myofibrillen 257, 258

Rabenschabelfortsatz 199
Rachenmembran 299
Radiär-Symmetrie 1
Radiale 213, 214–216
Radialia des Flossenskelets 194,
194
Radii branchostegi 184, 232
– der Feder 154, 154
Radioli der Feder 154, 154
Radius 208, 208, 210, 211, 212
Radix dorsalis, ventralis n. spi-
nalis 478
Raja, Gl. thyreoidea 534
Rajidae 57
–, elektrisches Organ 291
Rami der Feder 154, 154
Ramus(-i) abdominalis
n. X 492
– buccalis n. VII 488, 490
– communicans albus 483, 483
– griseus 483, 484, 486
– dorsalis der Branchial-
nerven 491, 491
– n. spinalis 479
– n. X 458
– hyomandibularis n. VII 488,
490
– laterales n. V, VII, X,
XII 458, 460
– mandibularis ext. n. VII 458
– int. n. VII 492
– n. V 488, 492
– maxillaris n. V 488, 492
– ophthalmicus superficialis n.
V 488
– – n. VII 458, 488, 490
– oticus n. VII 458
– palatinus n. VII 488, 492
– pharyngeus der Branchial-
nerven 491, 491
– posttrematicus der
Branchialnerven 491, 491
– praetrematicus der Bran-
chialnerven 491, 491
– supratemporalis n. IX, X 458
– ventralis n. spinalis 479
– visceralis n. spinalis 479, 483
– n. X 492
Rana, Auge 446
–, Beckengürtel 202
–, Blutzellen 396
–, Fußskelet 217
–, Gehirn 506, 509

–, häutiges Labyrinth 461
–, Herz 430
–, Kiemendarm 321
–, Kopfvenensystem 420
–, Ovar 377
– Schädel 246, 250
–, Schultergürtel 188
–, Sternalapparat 188
–, Urogenitalorgane 367
–, Verdauungstrakt 341
Ranvierischer Schnürring 473,
474
Raspelzunge 219
Rathkesche Tasche
s. Hypophysentasche
Ratiten 87, 550
Rautenhirn s. Rhomben-
cephalon
Reaktionszentrum des Lymph-
knotens 402
Recessus hepatici 297
– infundibuli 515, 515, 528
– pneumatoenterici 296, 297
– retroventricularis 295
Rectaldrüse 340, 346
Rectum 340, 349, 386, 387,
389, 390, 391
Reflex 476
Reflexbogen 476 f., 476, 477
Regenbogenhaut s. Iris
Regeneration 145
Reizleitungssystem 427, 428
Relaxin 541
Ren 354
Renin 543
Reptilia 44, 46, 75 f., 77–80, 83
548
–, Arterienbogen 411, 412,
414
–, Beckengürtel 202, 203, 204
–, Blutkreislauf 432
–, Branchialmuskulatur 286
–, branchiogene Organe 334
–, Carotissystem 416
–, Diencephalon 515
–, Embryonalhüllen 134, 142 f.
–, Endhirnhemisphären 516,
518, 520
–, Entwicklung der äußeren
Körperform 142, 142
–, Extremitätenmuskulatur
271, 272 f., 273–276, 278 f.,
278, 279, 280 f.
–, Extremitätenskelet 208
–, Faserbahnen des Gehirns
524
–, Femur 212
–, Fibula 212
–, Furchung 124, 124
–, Fußskelet 214, 217, 218, 218
–, Gastrulation 131 f.
–, Gaumen 239, 239–241, 250,
251, 301, 301
–, Gebiß 307 f., 307, 311
–, Gehirn 506, 509, 510
–, Geruchsorgan 433 f.
–, Gl. thyreoidea 534

–, häutiges Labyrinth 460 f.,
464 f., 465–467, 467 f., 469
–, Handskelet 213 f., 214–216
–, Haut 151, 151
–, Herz 414, 430 f.
–, Hirnnerven 488
–, Hornschuppen 151 f., 151
–, Humerus 211
–, Hypophyse 531
–, Jakobssohnes Organ 444,
445
–, Keimscheibe 124, 124
–, Kiefergelenk 254 f., 254
–, Kiemenbogenarterien 411,
412, 414
–, Kiemenbogenderivate 221,
223
–, Kloake 389
–, Knochenschuppen 175
–, Kopfvenensystem 420
–, Lungen 328, 330, 330
–, Magen 343, 344
–, Mittelohr 465, 466
–, Nebenniere 538, 539
–, Nephron 358
–, Neurocranium 191, 220,
242, 251
–, Niere 368, 369
–, Phalangenformel 214, 218
–, Radius 212
–, Rippen 188
–, Rumpfmuskulatur 264, 267
–, Schädel 235 f., 235–243,
239 f., 247 f., 247, 248,
251 f., 251
–, Schläfenfenster 78, 248
–, Schultergürtel 188, 199, 200
–, Schultermuskulatur 273,
275
–, Skelet 185
–, Stammbaum 76
–, Stellung der Extremitäten
210
–, Sternalapparat 188
–, Telencephalon 516, 517, 518
–, Tibia 212
–, Ulna 212
–, Unterkiefer 252, 253
–, Urogenitalorgane 368, 369
–, Verdauungstrakt 341
–, Visceralskelet 220
–, Wirbel 177, 181, 182
–, Zähne 304, 311 f., 311
–, Zahnbefestigung 304 f., 304
–, Zahnersatz 306, 307 f., 307
–, Zentren des Gehirns 524
Resorption der Nährstoffe 337
Respirationsorgane 326,
327 f., 328–333
Rete ovarii 384
– testis 384, 387, 388
Reticularissystem 514
Reticulum 344 f.
Retikulinfasern 117
Retikulumzellen 164, 397
Retina 447 f., 447, 448, 452 f.,
453

- Rezeptoren 472, 472
 Rhabdopleuridae 32
 Rhachis 154
 rhachitomer Wirbel 181
Rhamphodopsis 53
Rhamphorhynchus 83
Rhea 87
 Rhenanida 53, 54, 546
 Rhipidistia 61, 547
 Rhodopsin 453
 Rhombencephalon 373, 499,
 501, 502, 503 f., 503, 525
 –, Kerngebiete 513
 –, Zellsäulen 504 f.
 Rhynchocephalia 80, 80, 548
Rhynchotus 87
 Ribonukleinsäuren 110
 Ribosomen 110
 Richtungsbezeichnungen 10, 10
 Richtungssehen 447
 Riechgrube 442
 Riechhärchen 442
 Riechhirn 504, 516, 517
 Riechlappen
 s. Lobus olfactorius
 Riechschläuche 442, 442
 Riechschleimhaut 441, 442
 Riechzellen 441, 442
 Rindenareale der Großhirn-
 rinde 523, 523
 Rippen 8, 180, 184, 187 f., 187
 Rodentia 107, 554
 Röhrenknochen 169, 170
 Rollfaltenhaie, Spiralfalte 347
 Rostrale(-ia) 231, 232
 Rostrum 190, 190, 220
 roter Körper der Schwimm-
 blase 326, 327
 Rotliegendes 43
Rousettus, Kiemenbogen-
 derivate 221
 Rückenflosse 55, 58, 69, 184,
 192, 193
 Rückenmark 4, 4, 8, 489 f., 499
 –, Verbindungsapparat 499
 –, Zellsäulen 498
 Rückenmarkshäute 497
 Rückenschild s. Carapax
 Rumen 344, 345
 Ruminantia 104, 553
 –, Gebiß 313
 –, Magen 344 f., 345
 –, Stammbaum 104
 Rumination 345
 Rumpf 2
 –, Blutversorgung 416 f., 417
 Rumpfmuskulatur 263 f., 264,
 266, 267
 Rundmäuler s. Cyclostomata

 Saccibronchi 332
Saccobranchus, akzessorische
 Atmungsorgane 322
Saccoglossus 31

 Sacculus 460, 461, 463, 465,
 468, 469, 471
 Saccus abdominalis 331
 – cervicalis 331
 – dorsalis 505
 – endolymphaticus 460
 – interclavicularis 331
 – laryngicus 302, 333
 – perilymphaticus 465, 467,
 469, 471
 – postthoracalis 297, 331
 – praethoracalis 331
 – vasculosus 505, 507, 510,
 515
 Sacralrippen 185, 188
 Sacrum, Sacralwirbel 183, 185,
 186
 säugerähnliche Reptilien 89,
 90
 Säugetiere s. Mammalia
 Säulenknorpel 169
 Sagittalebene 9
Salamandra 77, 548
 –, Beckengürtel 202
 –, Femur 212
 –, Fußskelet 217
 –, Haut 150
 –, Lokomotion 193
 –, Lymphgefäßsystem 425
 –, Schultergürtel 198
 –, Skelet 185
 –, Urogenitalorgane 367
Salmo, Auge 446
 –, Gl. thyreoida 534
 Salzdrüse 355
 Salzsäure des Magens 343
 Samenkanälchen 379, 379
 Samenkanal, *Echidna* 389
 Samenzellen 379
 Sammelmagen 345
 Sammelrohre der Niere 358,
 364, 369
 Sarcolemm 258
 Sarcopterygii 61 f., 547
 Saurischia 82, 83, 549
 –, Beckengürtel 203
 Sauropodomorpha 83, 549
 Sauropsiden, Embryonal-
 hüllen 134, 142 f.
 –, Entwicklungsstadien 142
 –, Furchung 124, 124
 –, Gastrulation 131 f.
 Saurapterygia 78, 79, 549
 Scala tympani 469, 469, 470
 – vestibuli 469, 469, 470
Scaphirhynchus 65
 –, Bauchflosse 206
 Scaphoid 214–216
 Scapula 185, 186, 188, 198,
 199, 200, 208
 Scapularplatte 199
 Scapulocoracoid 198
 Scapus 154
 Schädel 225 f., 226–228, 231,
 232, 234–251
 –, Komponenten 225, 227
 Schalendrüse 382, 383

 Schaltlamellen 166, 168
 Schaltneurone 476, 477
 Scheitelkamm 239
 Schilddrüse s. Gl. thyreoida
 Schläfenfenster 78, 78, 237,
 248 f.
 Schläfengrube 227, 228, 231
 Schlangen s. Serpentes
 Schlängelbewegung 193
 Schleim 116
 Schleimdrüse(n) 150, 158
 Schleimfische s. Myxinoidea
 Schleimhautsensibilität,
 Kerngebiet 506
 Schlemmscher Kanal 451
 Schlüsselbein s. Clavicula
 Schlund 3
 Schlundtaschen 3, 320, 335,
 338
 Schmelz 173, 304, 304, 306,
 310
 Schmelzorgan 305, 306
 Schmerzreiz 438
 Schnabel 152
 Schnecke s. Cochlea
 Schneidezähne 304, 312
 Schnurrhaare 158
 Schulterblatt s. Scapula
 Schultergürtel 197 f., 198, 200,
 208
 –, Muskulatur 268, 268, 271
 Schwannsche Zellen 474
 Schwanz, Schwanzregion 2, 7,
 8
 Schwanzflosse 184, 192, 193,
 194
 Schwanzlurche s. Urodela
 Schwanzmuskeln 267, 269
 Schwanzrippen 185, 188
 Schwanzwirbelsäule, Bruch-
 stelle 183
 Schweißdrüsen 157, 159
 Schwerkraftrezeptor 464
 Schwimmbewegungen 193
 Schwimmblase 69, 325 f., 326
 Schwungfedern 154
 Sciuromorpha 107, 554
 Sclera 446, 447 f., 447, 451
 Sclerotom 139, 139, 179
Scomber, häutiges Labyrinth
 461
 Scophthalmidae 70
 Scrotum 380, 387, 391
Scyllium, Gehirn 507
 –, häutiges Labyrinth 461
Scymnognathus, Gaumen 241
 –, Schädeldach 237, 238
Scymnus, Gehirn 505, 509, 510
 Segmentierung 7
 Sehbahn 516
 Sehnen 164, 261
 Sehnenspindeln 439
 Sehpurpur 453
 Sehrinde 455
 Sehzentrum 523
 Seitenfaltentheorie der
 Extremitäten 196

Seitenlinien(kanäle) 55, 58, 63,
69, 458, 458
Seitenorgane 458 f., 458, 459
Seitenplattenmesoderm 133,
138, 140
Seitenventrikel s. Ventriculus
lateralis
Sekretin 543
Sekretion 115 f.
sekundärer Gaumen 239 f.,
239–241, 250, 444
sekundäres Kiefergelenk 91,
254, 255, 467
Sekundärfollikel des
Ovars 376
Sekundärknötchen der
Milz 402
Selachii 55 f., 56, 547
–, autonomes Nerven-
system 486, 486
–, Bauchflosse 184, 206
–, Beckengürtel 184
–, Blutgefäße 409
–, Branchialmuskulatur 285,
285, 286
–, branchiogene Organe 334
–, Brustflosse 205
–, Carotissystem 416
–, Dottersack 141
–, Entwicklung der äußeren
Körperform 141, 141
–, Furchung 124, 124
–, Gehirn 505, 507, 509, 510
–, häutiges Labyrinth 461
–, Haut 150
–, Herz 429
–, Hirnnerven 488
–, Keimscheibe 124, 124, 128
–, Kiemenbogenarterien 409,
409, 411
–, Kiemenbogenderivate 220,
221
–, Kiemenbogenmuskeln 285,
285, 286
–, Kiemen 318–320, 319 f.
–, Kloake 389
–, Kopfskelet 223
–, Magen 343
–, Niere 358, 366
–, Nephron 358
–, Neurocranium 189, 190,
220
–, Neurula 141
–, Plakoidschuppen 150, 174,
174
–, präsumptive Keim-
blätter 128
–, Rippen 187
–, Rückenflosse 174
–, Rumpfmuskulatur 264
–, Schultergürtel 184, 198
–, Schwanzflosse 194, 194
–, Seitenkanäle 458
–, Skelet 184
–, Urogenitalorgane 382
–, Venensystem 418
–, Verdauungstrakt 340

–, Visceralskelet 220
–, Wirbel 179, 180, 182
–, Zähne 309, 309
–, Zahnentwicklung 310
Selektion 16
selenodonte Zähne 315
Septomaxillare 226, 228, 228,
231, 236–238, 246, 248
Septum interatriale 414
– interorbitale 192, 234, 242,
252
– interventriculare 414
– medianum dorsale 477
– obliquum 297
– transversum 293, 294, 298,
298, 429, 431
– urorectale 372, 390
Serotonin 164, 544
Serpentes 80, 81, 545
Serranus, Brustflosse 205
Sertolizellen 379, 379, 542
Sesambeine 195
Sexualhormone 541 f.
Sharpeysche Fasern 166, 167,
304
Siebfortsätze der Kiemen 222,
318, 319
Silur 43 f.
Simiae 552
Simiidae 551
Sinnesblase, Tunicata 28, 28, 29
Sinnesepithel 113
Sinnesepithelschicht der
Retina 447 f., 447, 448, 452,
453
Sinneshaare 113
Sinneskörperchen 439 f.
Sinnesnerven 488, 489 f.
Sinnesorgane 4, 438 f.
Sinneszellen 438, 442
Sinuatrialklappen 428
Sinuatrioventricular-
system 428
Sinus 403, 406
– durae matris 420, 422
– jugularis inferior 409
– longitudinalis 420
– occipitalis 420
– orbitalis 409
– petrosus inferior,
superior 420
– pneumatici 444
– renalis 369
– sagittalis 420, 497
– sigmoideus 422
– transversus 420
– urogenitalis 363, 385, 386,
389, 390, 391
– vaginalis 385, 386
– venosus 409, 414, 423, 428,
428–430, 430, 435, 436
Sinusknoten 427, 428
Sinusoide 403
Sirenia 105, 553
Skelet der Extremitäten 172,
196 f.
– des Stammes 172, 176 f.

Skeletelemente, Einteilung 172
Skeletgewebe 165 f., 165, 166
Skeletmuskelfasern 257
Sklera s. Sclera
Skleralknorpel 220, 446
Skleralring 196, 446, 449, 449
Skleralwulst 451
Skrotaltaschen 380
Sohlenballen 151, 151
Sohlenhorn 152
Solenodon 96
somatische Muskulatur 259,
264
somatisches Skelet 172
Somatomotorik 480, 480, 481,
488, 489
–, Kerngebiete 513
Somatopleura 133, 139, 140,
292, 293
Somatosensibilität 480, 480,
481, 488 f., 488
–, Kerngebiete 513
Somatotropin 532
Somiten 129, 133, 137–139,
138 f., 142, 143
Spaltamnion 134
Spaltgelenk 172
Species 20
Speicheldrüsen 303
Spermarien 389, 392
Spermatogenese 379, 379
Spermatogonien 379
Spermatozoen 379
Spermiden 379
Spermiduct 282
Spermien 379, 379
Spermientransport 386 f.
Spermophilus, Magen 343
Spezialgefäße der Eminentia
mediana 530, 532
Sphenethmoid 226, 231, 242,
250, 251
Sphenisciformes 88
Sphenodon 80, 80, 548
–, Beckengürtel 202
–, Branchialmuskulatur 286
–, Diencephalon 515
–, Fußskelet 217
–, Jakobsonsches Organ 445
–, Kiemenbogenderivate 221
–, Medianauge 457, 514
–, Rumpfmuskulatur 267
–, Schädel 247, 248 f., 248,
250 f., 251
–, Schultergürtel 200
–, Urogenitalorgane 368
–, Visceralskelet 220
Sphenoticum 234
Sphincter colli
– s. M. sphincter colli
– oris s. M. sphincter oris
– pupillae
– s. M. sphincter pupillae
Spina scapulae 199, 200
Spinalganglion 477, 479, 480
Spinalnerven 477, 478 f., 480
Spindelzellen 397

- Spiraculum 55, 55, 222,
 318–320, 319 f., 466
 Spiraldarm, -falte 55, 63, 340,
 346
 Splanchnopleura 133, 140,
 292, 293
 Spleniale 231, 252, 253, 254
 Spongioblasten 497
 Spritzloch s. Spiraculum
Squalus, Hirnnerven 488
 –, Kiemen 320
 –, Magen 343
 Squamata 80, 80, 549
 Squamoso-Dentalgelenk 254,
 255
 Squamosum 226, 228, 229,
 231, 236–239, 241–251, 247,
 252, 254, 471
 Squatinidae 57
 Stachelfloßer
 s. *Acanthopterygii*
 Stachelhaie 59, 547
 Stäbchen der Retina 452, 453
 Stämme 20
 Stamm, Skelet 176 f.
 Stammplatte des Mesoderms
 133, 138
 Stammreptilien 77
 Stanniussche Körperchen
 535, 539
 Stapes 220, 230, 240, 254, 465,
 465, 466, 467, 468, 469, 471
 statisches Organ
 s. Gleichgewichtsorgan
 Statocyste 28
 Statokonien 461
 Statalithen 461
 Stegosauria 84, 549
Stegosaurus 84
 Steigbügel s. Stapes
Stenopterygius 79
 Stenonscher Gang 445
 stereoskopisches Sehen 455
 stereospondyler Wirbel 181
 Sternalapparat, Sternum 185,
 186, 188, 189, 198, 200
 Steroidhormone 539
 Steuerfedern 154
 STH 532
 /Stimmbänder 333
 Störe 65, 547
 Stomochord, *Balanoglossus*
 31, 31
 Stomodaeum 299, 300
 Stoßzähne 313
 Strahlfloßer s. *Actinopterygii*
 Stratum corneum 150, 151
 – germinativum 115, 150, 151
 – granulosum 150
 – lucidum 150
 – papillare 150
 Stria vascularis 470
 Striatum 519, 520
 Strichkanal 160
 Strigiformes 88
Struthio 87
 Stützgewebe 117, 165 f.
 Stylopodium 207, 211
 Subarachnoidalraum 497, 497,
 528
 Subcutis 157
 Subduralraum 497
 Subgerminalhöhle 124, 124,
 131
 Suboperculare 184, 231, 232,
 234
 Suborbitalia 184, 232, 234
 Subunguis 152, 152
 Subungulata 105, 553
 subvertebrale Muskulatur 265
 Suida 553
 Suina 553
 Sulci cerebri 510, 522
 Supination 209
 Supracleithrum 198, 208
 Supramaxillaria 232, 234
 Supraoccipitale 226, 229, 237,
 238, 242, 243, 247–249, 251
 Suprascapula 188, 198
 Supratemporale 226, 228, 229,
 231, 232, 236–238, 243,
 246–248
 Surangulare 231, 232, 249, 252,
 253, 254
Sus, Tibia und Fibula 212
 Suturae 172
 symmetrischer Bau des Orga-
 nismus 1
 Symmetrodonta 92, 550
 Sympathicus 482 f., 483–485
 Symplecticum 184, 233
 Synapse 473, 475 f.
 Synapsida 78, 78, 89, 90, 549
 synapsider Schädeltyp 237,
 249
 Synaptosauria 549
 Synarthrose 171
 Synchronrose 172
 Syndesmose 172
 Syngnathidae 70
 Synostose 172
 Synovialmembran 171
 Synsacrum 185
 Syrinx 334, 334
 Tabulare 226, 228, 229, 231,
 236–238, 238, 243, 246, 247
Tachyglossus 92
 Taeniodonta 551
 Tagessehen 454
 Talgdrüsen 157, 159
 Talonid 315, 316
Talpa 96
 Talus 216
 Tapetum lucidum 449
 Tardigrada 554
 Tarsalia 208, 216, 217, 218
 Tarsiiformes 552
 Tarsiodea 97, 551
Tarsius 97, 551
 Tarsometatarsus 185, 217
 Tarsus 208, 214, 215, 217, 218
 Tastaare 158
 Tastkörperchen 439
 Taxon 21
 Taxonomie 20 f.
 Tayassuidae 553
 Tectum opticum 373, 501 f.,
 502, 503, 507, 508, 514, 520,
 524, 525, 526
 Tegmentum 501, 504, 514
 Tela choroidea plexus
 choroidei 497, 504
 – submucosa 339, 340, 345
 Telencephalon 502, 503 f., 516,
 516, 517
 Teleostei 67 f., 67–70, 547
 –, akzess. Atmungsorgan 322
 –, Auge 446
 –, autonomes Nervensystem
 486
 –, Bauchflosse 184, 206, 207
 –, Beckengürtel 184
 –, Blutzellen 396
 –, Brustflosse 184, 205, 207
 –, Branchialmuskulatur 287
 –, Endhirnhemisphären 519
 –, Fleischgräten 263
 –, Furchung 124
 –, Gehirn 505, 509
 –, Gl. thyroidea 534
 –, häutiges Labyrinth 461
 –, Haut 150
 –, Hypophyse 531
 –, Intestinum 340, 346 f.
 –, Keimscheibe 124
 –, Kiemen 318–320, 324
 –, Kiemenbogenarterien 411,
 413
 –, Kiemendarm 324
 –, Kloake 389, 390
 –, Leuchtorgan 159
 –, Luftatmung 328
 –, Magen 342, 343
 –, Nebenniere 539
 –, Nephron 358
 –, Neurocranium 220
 –, Rückenflosse 174
 –, Schädel 233, 234
 –, Schultergürtel 184, 198
 –, Schwanzflosse 194, 195
 –, Schwimmblase 326, 326,
 329
 –, Seitenorgan 458
 –, Skelet 184
 –, Telencephalon 519
 –, Urogenitalorgane 366, 367,
 382
 –, Urohypophyse 541, 541
 –, Verdauungstrakt 340
 –, Visceralskelet 220
 –, Wirbel 180, 181, 182
 –, Zähne 310, 310
 telolecithale Eier 120
 Temnospondyli 73, 74, 548
 Temperaturregulation 161
 temporales Fenster 78, 78, 237,
 248 f.
 Temporallappen 522
 Tendo 261

Tentakel, Cyclostomata 318
 Tertiär 43
 Testis 5, 363, 366–368, 375,
 379, 379, 380, 382, 387
 Testisampullen 379
 Testosteron 542
 Testudinata 548
 Testudines 77, 77, 548
 –, Beckengürtel 202
 –, Carapax 175, 176
 –, Handskelet 215
 –, Kloake 389
 –, Schultergürtel 199, 200
Testudo 78
 –, Carapax 175, 176
 Tetanus 258
 Tetrapoda 46, 545
 –, Arterienbogen 414
 –, Beckengürtel 201 f.,
 201–204
 –, Branchialmuskulatur 286,
 287, 288, 289
 –, Deralskelet 175, 176
 –, Extremitätenmuskula-
 tur 271 f., 271, 273–276,
 278, 279 f., 279
 –, Extremitätenskelet 207 f.,
 208–212, 214–218
 –, Fußskelet 215 f., 217, 218
 –, Handskelet 213 f., 214, 216
 –, Intestinum 346 f.
 –, Kiemenbogenderivate 220,
 221, 223 f.
 –, Kiemendarm 324 f.
 –, Kloake 390
 –, Lungen 326, 327, 328,
 330 f., 330–333
 –, Rippen 184
 –, Schädel 226, 227, 228 f.,
 246 f., 246–251
 –, Schultergürtel 188, 198, 198,
 200
 –, Stellung der Extremitäten
 209 f.
 –, Sternalapparat 188
 –, Zunge 302 f.
 Thalamus 502, 504, 515, 524,
 525
 Theca folliculi 376, 377
 thecodonte Zahnbefestigung
 304, 304, 312
 Thecodontia 82, 83, 549
 –, Schädel 248
 Therapsida 90, 549
 –, Beckengürtel 204
 –, Fußskelet 216
 –, Handskelet 218
 –, Kiefergelenk 254
 –, Schädel 235–243, 237 f.,
 240 f.
 –, Schultergürtel 200
 –, Unterkiefer 253, 254
 –, Zähne 312
 Theria 91 f., 550
 Theropoda 83, 549
Thescelosaurus, Becken-
 gürtel 203

Thoracale 197
 Thorax 2, 189
 Thrombozyten 395, 396, 397
 Thymus 334, 399 f., 399, 544
 Thyreoglobulin 536
 Thyreoidea s. Gl. thyreoidea
 thyreotropes Hormon 533
 Thyroxin 536
 Tibia 208, 208, 212, 213
 Tibiale 214, 216, 217
 Tibiotarsus 217
 Tiefensensibilität 440
 Tierreich, Stammbaum 33
 Tillodontia 551
 Tinamiformes 87, 87
 Titanotheriidae 103, 553
 Tonsilla palatina 301, 302
 Tonsillen 318
Torpedo, elektrisches Or-
 gan 290, 291
 –, Urogenitalorgane 366
 Torus semicircularis 502, 524,
 525
Toxodon 102
 Toxodontia 552
 Trabeculae 191, 191, 192
 Trachea 224, 302, 327, 328,
 333, 334
 Trachealknorpel 220, 221
Trachodon 84
 Tractus, Zentralnerven-
 system 499, 501
 –, corticobulbaris 521
 –, corticospinalis 521
 –, hypothalamohypophyseus
 529
 –, olfactorius 502, 505–507,
 509, 510, 518
 –, opticus 455, 506
 –, pyramidalis 521
 –, supraopticohypophyseus 528
 –, tuberohypophyseus 528
 Tränendrüsen 456
 Tränennasengang 456
 Tragulidae 553
 Transmitter 476
 Transversalebene 9
 Trapezium 214–216
 Trapezoid 214–216
Trematops, Fußskelet 217
 Trias 43 f.
Triceratops 84
 Trichterlappen der Hypo-
 physe 528
 Triconodonta 91, 550
 Trigemini-muskulatur 288
 Trijodthyronin 536
Trimerorhachis, Unter-
 kiefer 252
 Triquetrum 214–216
Triturus, Magen 343
 –, Nasenhöhle 444
 –, Schultergürtel 188
 –, Sternalapparat 188
 tritubercularer Zahn 314, 316
 Trochanter des Femurs 211,
 212

Trochlea humeri 211
 Trommelfell s. Membrana
 tympani
 Trophoblast 125, 125, 385
 tropobasischer Schädel 252
 TSH 533
 Tuba auditiva = Tuba Eusta-
 chii 245, 301, 302, 318, 465,
 465, 466
 –, uterina 381, 383, 384–386
 Tuber cinereum 510, 515
 –, vermis 512
 Tuberculum(-a) costae 177,
 188
 –, humeri 211
 Tuberositas tibiae 212
 Tubulidentata 107, 554
 Tubulus(-i) collectivi 387, 388
 –, contortus 355, 356, 358, 369
 –, semiferi 379, 379, 388
 Tubulustypen der Nieren
 357 f., 358
 Tunica albuginea ovarii 377
 – – testis 375
 –, externa, intima, media d.
 Gefäßwand 405, 406
 –, mucosa 339, 340, 345
 –, muscularis 339, 340, 345
 –, serosa 339, 341, 345
 –, vaginalis testis 380, 387
 Tunicata 27 f., 28–30, 546
Tupaia 96, 97, 551
 –, Skelet 186
 Tupaiiformes 551
 Turbinalia 244, 443
Tursiops, Magen 343
 Tylopoda 553
 Tympanicum 236, 238, 243,
 255
 Typotheria 552
Tyrannosaurus 83
 –, Beckengürtel 203

Übergangsepithel 114, 372
Uintatherium 102
 Ulna 208, 208, 210, 211, 212
 Ulnare 213, 214–216
 Ultimobrachialkörper 334,
 535, 544
 Umbilicus der Feder 154, 154
 Ungulata 101 f., 102, 553
 –, Reduktion der Finger und
 Zehen 214, 216, 218
 –, Handskelet 216
 –, Stammbaum 103, 104
 –, Zahnformel 313
 Unpaarzeher 101, 553
 –, Stammbaum 103
 Unterkiefer 252 f., 252–254
 Urachus 372
 Urdarm s. Archenteron
 Urdarmdivertikel 129
 Urdarmsäckchen 132
 Ureizen 376
 Ureter 4, 361, 362, 363, 363,
 366, 368, 369, 370

- Urethra 363, 384–387, 389, 390 f., 391, 393
 Urkeimzellen 373, 374, 376
 Urmund 128
 Urniere s. Mesonephros
 Urnierenfalte s. Urnierenleiste
 Urnierengang
 s. primärer Harnleiter
 Urnierenkanälchen 384, 388
 Urnierenleiste 373, 388
 Urochordata 27, 546,
 s. auch Tunicata
 Urodaeum 390
 Urodela 71, 548
 –, Beckengürtel 202
 –, Blastula 123, 123
 –, Blutgefäßsystem 410
 –, branchiogene Organe 334
 –, Entwicklung der äußeren
 Körperform 141
 –, Extremitätenmuskulatur
 280 f.
 –, Femur 212
 –, Furchung 123, 123
 –, Fußskelet 217
 –, Gastrulation 129 f., 130
 –, Gaumen 249, 250, 301, 301
 –, Handskelet 213, 215
 –, Haut 150
 –, Hörorgan 471, 471
 –, Jakobsonsches Organ 444,
 445
 –, Kiemenbogenarterien
 410 f., 411
 –, Kiemenbogenderivate 220,
 221
 –, Larve 141
 –, Magen 343
 –, Mesodermentwicklung 138
 –, Nebenniere 539
 –, Neurocranium 220
 –, Neurula 138, 141
 –, Rippen 188
 –, Rumpfmuskulatur 264, 266
 –, Schädel 246, 247, 250
 –, Schultergürtel 188, 198, 199
 –, Seitenorgan 459
 –, Skelet 185
 –, Sternalapparat 188
 –, Visceralskelet 220
 –, Wirbel 180, 182
 Urogenitalleiste, -falte 296,
 388
 Urogenitalöffnung 366, 389
 Urogenitalorgane 354 f.,
 361–363, 366–370, 382,
 384–389, 391, 393
 Urohyale 184
 Urohypophyse 541
 Urophysis 541, 541
 Urostyl 183
 Ursamenzellen 379
 Ursidae 552
Ursus, Radius und Ulna 212
 Uterus 366–368, 382 f., 382,
 384–386, 385 f., 389, 391
 Uterusmilch 125
 Utriculus 460, 461, 463, 468,
 471
 – prostaticus 384, 387
 Uvula vermis 512
 Vagina 384–386, 386, 391, 391
 – lateralis 385
 – tertia 385
 Valva ileocaecalis 349
Varanus, Humerus 211
 –, Urogenitalorgane 368
 Vater-Pacinisches Körperchen
 439, 439
 vegetatives Nervensystem
 s. Eingeweidenervensystem
 Velum transversum 515
 Vena(e) abdominalis(-es) 409,
 410, 418, 418, 421, 424
 – advehens communis 436
 – allantoideae 435
 – anastomica ant., post. 420
 – axillaris 410
 – azygos 420–423, 422
 – basilica 433
 – brachiocephalica 420, 423
 – capitis lateralis 409, 410,
 420, 421
 – – media 420
 – cardinales 408–410, 418 f.,
 418, 420, 421, 423, 435
 – caudalis 409, 410, 421
 – cava anterior (superior) 410,
 414, 418, 422, 423, 430
 – – posterior (inferior) 410,
 414, 418 f., 418, 421, 422,
 423
 – centralis der Leberlappchen
 350
 – cephalica 433
 – cerebrales 420
 – dorsalis penis 393
 – hemiazygos 421, 423
 – hepatica(e) 408–410, 418 f.,
 421, 423, 434
 – – revehens 423, 436
 – iliaca 409, 410, 421, 423,
 424
 – intercostalis 420
 – interlobularis hepatis 350
 – jugularis externa 410, 420,
 422, 423
 – – interna 410, 420, 422, 423
 – lienalis 401, 436
 – longitudinalis 420
 – mesenterica superior 436
 – mesonephridica 423
 – obliqua atrii sinistri 420,
 422, 423
 – occipitalis 420
 – omphalomesenterica 423,
 436
 – ophthalmica 420
 – ovarica 423
 – portae hepatis 351, 408–410,
 418 f., 418, 436
 – – renis 369, 409, 410, 418,
 421, 422
 – pulmonalis 329, 410, 414,
 418, 424, 430
 – renalis 369, 421, 423
 – subcardinalis 422, 423
 – subclavia 409, 410, 420, 422,
 423, 424, 433
 – subintestinalis 419, 434
 – supracardinalis 422, 423
 – suprarenalis 423
 – testicularis 423
 – umbilicales 423, 435, 435,
 436
 – vitellinae 419, 434, 434, 435
 Venen 6, 394, 405, 406
 Venenklappen 407
 Venensystem 418 f., 418, 420,
 421, 423
 Venenwandbau 405 f., 406
 Venolen 403, 404, 405
 ventrale Schläfengrube 227,
 228, 231
 Ventriculus cordis 48, 409,
 427–430, 429
 – lateralis 502, 504, 504, 507,
 520, 521
 – lobi optici 502, 504
 – medius 509
 – quartus 499, 504, 504,
 507–509, 521
 – tertius 504, 504, 507–509, 521
 ventrolaterale Muskulatur 266,
 266, 267
 Verbindungsapparat des
 Rückenmarks 499
 Verdauungssystem 4, 336 f.,
 337–341, 343–346, 348,
 350–353
 Vererbung erworbener Eigen-
 schaften 13
 Verknöcherung s. Ossifikation
 Vermilingua 554
 Vertebrata 44 f., 546
 –, Bauplan 1 f.
 –, Evolutionsweg 38
 –, Frühentwicklung 120 f.
 –, Klassifikation, Systemüber-
 sicht 44 f.
 –, Stammbaum 45
 –, Verwandtschaftsverhält-
 nisse 33
 Vesicula seminalis 58, 384,
 387, 388
 Vestibulariskerne 510, 513
 Vestibularorgan 462
 Vestibulum labyrinthi 468
 – nasi 443
 – vaginae 391, 391
 Vexillum 154
 Villi intestinales 345, 346
 Viperidae 81
 Visceralbogen s. Kiemenbogen
 viscerele Muskulatur 259
 Visceralskelet 172, 219 f., 220
 Visceromotorik 480, 480, 481,
 488, 489

- , Kerngebiete 505, 526
- Viscerosensibilität 480, 480, 481, 488, 489
- , Kerngebiete 505 f., 513, 526
- Vitrodentin 174, 174, 304
- Viverridae 552
- Viviparie 381
- Vögel s. Aves
- Volkmannscher Kanal 166
- Vomer 226, 229, 231, 232, 233, 234, 239 f., 239–241, 244, 245, 249–251, 250
- Vorderdarm 339
- Vorderextremität 196 f., 198, 200, 205, 207 f., 208, 210, 211, 214–216
- , Muskulatur 271, 272 f., 273–275, 279 f.
- , Stellung 210
- Vorderhirn s. Prosencephalon, Diencephalon, Telencephalon
- Vorderhorn, Rückenmark 477, 498
- Vorniere s. Pronephros
- Vornierengang 355, 361, 363

- Wachstumshormon 532
- Walbein 302
- Wale s. Cetacea
- Webersche Knöchelchen 464, 464
- weiße Substanz des Rückenmarks 498
- Wiederkäuer s. Ruminantia
- Wimperbänder 34, 37
- Windungen, Großhirn 522
- Wirbel, Amniota 177 f., 178
- , Anamia 179 f., 180–182
- , regionale Verschiedenheiten 183 f.
- , Zahl 183
- Wirbelsäule 177, 183, 183–186

- Wirbeltiere s. Vertebrata
- Wirbeltierbauplan 1 f.
- Wirbeltierkörper, Querschnitte 7 f., 8
- Wirbeltierstammbaum 45
- Wirbeltier-Verwandte 23 f., 33
- Wolffscher Gang
 - s. primärer Harnleiter
- Körper 384
- Wundernetze 404, 405
- Wurzelhaut 304
- Wurzelkanal 304, 304
- Wurzelscheide 157, 158

- Xenacanthus* 56
- Xenarthra 554
- Xenopus*, Seitenorgan 459
- Xenungulata 552
- Xiphisternum 188
- Xiphoplastron 176

- Zaglossus* 92
- Zahn, Zähne 303 f., 304, 306–316
- Zahnbefestigung 304, 304, 310
- Zahnentwicklung 305 f., 306
- Zahnersatz 306 f., 307–310, 317, 317
- Zahnformel 313
- Zahnhöcker 314, 314–316
- Zahnkrone 304, 304
- Zahnleiste 305, 306
- Zahnlose 106
- Zahnpapille 306
- Zahnplatten 58, 63, 192, 233
- Zahnpulpa 306
- Zahnwurzel 304, 304
- Zalambdodonta 551
- Zapfen der Retina 452, 453
- Zapfensehstoffe 453
- Zechstein 43

- Zehen 208, 218
- Zehenballen 151
- Zeitalter 42 f.
- Zellen, Feinbau 109 f., 111
- Zement 304, 304, 306
- Zentralarterie, Milzknötchen 401, 401
- Zentralkanal des Hodens 387, 388
- – Rückenmarks 497
- Zentralnervensystem 472 f.
- , Kerne, Nuclei 501
- Zentren des Zentralnervensystems 523, 523
- Zentriole 110
- Zeugopodium 208, 211, 213
- Zitze 160
- Zona intermedia der Hypophyse 528, 528
- Zonula ciliaris 446, 450, 451
- Zunge 302
- Zungenbein s. Hyoidapparat
- Zungenbeinbogen 319
- Zungenknorpel, *Petromyzon* 183
- Zungenmuskulatur 269
- Zusatzzähne 317
- Zuwachsknochen 169
- Zwerchfell 267, 298
- Zwischenhirn s. Diencephalon
- Zwischenknochenhaut 172
- Zwischenlappen der Hypophyse 528
- Zwischenwirbelscheiben 177
- Zwischenzellen der Gonade 375
- Zwischenzellen des Hodens 379, 542
- – Ovars 377, 542
- Zwischenzellenstimulierungshormon 533
- Zygapophysen 177, 199
- Zylinderepithel 114
- Zytoplasma 110, 111

Die Wirbeltieranatomie führt als eine der klassischen Disziplinen der Biologie auch heute noch zu neuen Faktenkenntnissen und zu besser fundierten Deutungen des Evolutionsgeschehens. Deshalb findet sie überall in der wissenschaftlichen Welt stetes Interesse. Das gilt entsprechend auch für das einschlägige Schrifttum, speziell für den „Romer“, der im deutschen Sprachraum als „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“ bereits in fünfter Auflage vorliegt. Sie wertet sowohl die Kurz- als auch die Langfassung der fünften, nach dem Tode von Prof. Romer durch Th. S. Parsons herausgegebenen Auflage von „The Vertebrate Body“ aus. Prof. Dr. Hans Frick als Übersetzer und Bearbeiter hat dabei den Text wieder in dem ihm notwendig erscheinenden Maße modifizieren und ergänzen können.

Neubearbeitet, erweitert und durch zahlreiche kleine Änderungen in der Darstellung noch weiter präzisiert, entspricht die „Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“ in fünfter Auflage wieder dem aktuellen Kenntnisstand. Das gilt besonders für das jetzt wesentlich umfangreichere Kapitel „Wer ist wer unter den Vertebraten“, das neuere paläontologische Befunde über die Ostracodermata, die Placodermi und die säugerähnlichen Reptilien berücksichtigt. Dafür wurde im Kapitel „Zellen und Gewebe“ die Beschreibung der chemischen Zellbausteine gekürzt, über die heute die Lehrbücher der Biologie genügend ausführlich unterrichten. Die Zahl der Abbildungen hat sich auf 435 erhöht und schließt mehr als 1300 Einzeldarstellungen mit ein, davon 123 in Farbe. Zahlreiche Abbildungen sind ausgetauscht oder verbessert worden. Das auf 748 Zitate erweiterte Literaturverzeichnis führt verstärkt deutsche Arbeiten auf, die in der amerikanischen Fassung nicht berücksichtigt sind.

Auch in fünfter Auflage ist der „Romer/Parsons“ vor allem für Studenten der Biologie, der Medizin und verwandter Studienrichtungen gedacht. Das reichhaltige und anschauliche Werk gibt aber auch den Spezialisten auf engeren Forschungsgebieten der Biologie zuverlässige Grundlagen für ihre wissenschaftliche Arbeit. Darüber hinaus wendet es sich an jeden, der am Beispiel der Wirbeltieranatomie die wundervolle Mannigfaltigkeit der Organismen zu verstehen sucht.